ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 91

6

ИЮНЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2006

Учредители:

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

УДК 581.39 : 633.2.03 (47)(-16)

© В. И. Василевич

ОСТЕПНЕННЫЕ ЛУГА СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH. STEPPE MEADOWS IN THE NORTH-WESTERN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 15.11.2005

Выделены 2 ассоциации остепненных лугов на территории Северо-Запада Европейской России. Асс. Leontodono—Trifolietum montani встречается на южной окраине Ордовикского плато в Ленинградской обл., а асс. Filipendulo vulgaris—Trifolietum montani — в Изборской котловине Псковской обл. Обе ассоциации приурочены к почвам, богатым карбонатами. Их можно отнести к западноевропейскому союзу Mesobromion, который включается в класс Festuco—Brometea; сходство с восточноевропейским порядком Galietalia veri, включающим остепненные луга, гораздо ниже. Это объясняется преимущественным распространением сообществ этого порядка на бескарбонатных почвах суходолов в лесной зоне и в поймах рек.

Ключевые слова: остепненные луга, настоящие луга, Северо-Запад Европейской России, растительные ассоциации, флористическая классификация лугов.

В вопросе о том, какие сообщества следует относить к остепненным лугам, четкой позиции в геоботанической литературе найти невозможно. Сложность заключается в том, что появление на лугах в лесной зоне видов с относительно южными ареалами еще не является свидетельством остепнения. Фитоценотический оптимум этих видов может находиться в южной части ареала настоящих лугов на суходолах, а в луговых степях они могут не играть сколько-нибудь заметной роли. С другой стороны, некоторые виды, имеющие высокое обилие и постоянство в луговых степях, идут весьма далеко на север, обычно поодиночке, и присутствие в луговых ценозах одного такого вида, даже с высоким обилием, ни о каком остепнении еще не говорит. Остепненными лугами нужно считать только такие сообщества, в которых присутствует какая-то группа видов, играющих заметную роль в луговых степях.

Чем отличаются по экологии виды северных луговых степей и луговые виды? Согласно определениям степного и лугового типов растительности, на лугах господствуют мезофиты, а в степях — ксерофиты. Но ситуация усложняется вследствие того, что в степях почвы нейтральные или щелочные, а на лугах более или менее кислые. В лесной зоне, однако, нередко встречаются почвы, богатые карбонатами, а на песках и крутых склонах южной экспозиции почвы сухие в течение значительной части вегетационного периода. В таких местообитаниях произрастают кальцефиты или относительно ксерофильные виды боровых пустошей (Василевич, 1988), которые не имеют прямого отношения к степям. Решить вопрос, является ли данный вид степным, луговым или боровым, можно только проследив его фитоценотические позиции на всем ареале. По отношению к флоре остепненных лугов такую работу провели А. А. Ниценко (1962) и Л. М. Носова (1973). Много

полезных сведений удалось почерпнуть из «Биологической флоры Московской области». На основе этих источников и другой литературы виды, растущие на остепненных лугах Северо-Запада, были разделены на группы

1. Виды луговых степей. Из видов этой группы *Filipendula vulgaris*[1] и *Fragaria viridis* вне остепненных лугов на Северо-Западе не встречаются. Напротив, несомненно, луговостепные *Medicago falcata* и *Galium verum* не редки на настоящих лугах Северо-Запада, но не были найдены на остепненных лугах этого региона. *Helictotrichon pubescens* также относительно широко распространен на Северо-Западе, но чаще всего овсецовые луга не содержат каких-либо степных видов. По данным Г. С. Сабардиной (1957), в этой формации на территории Латвии только 3 % степных видов. *Anthyllis vulneraria* и *Polygala comosa* — частые компоненты сообществ остепненных лугов Северо-Запада. Сюда же нужно отнести *Carex caryophyllea*, который нередко растет в луговых степях (Уранов, 1929; Гращенкова, 1980; Аванесова, 2004).
2. Лугово-луговостепные виды. Свойственны как луговым степям, так и лугам, по крайней мере в подзоне южной тайги. Эта группа включает *Lotus corniculatus*, *Trifolium montanum*, *Leontodon hispidus*, *Poa angustifolia*, *Centaurea scabiosa*, *Seseli libanotis*, *Ranunculus polyanthemos*, *Origanum vulgare*, *Primula veris*, *Stachys officinalis*; она неоднородна как по роли в луговых степях, так и по их распространению на лугах Северо-Запада.
3. Виды южных лугов. Их центр распространения находится на лугах подзон южной тайги и хвойно-широколиственных лесов, но они заходят и в луговые степи. Это *Carum carvi*, *Pimpinella saxifraga*, *Polygala vulgaris*.
4. Кальцефиты. Виды этой группы предпочитают карбонатные почвы, но не являются ксеромезофитами или мезоксерофитами. В эту группу входят *Carex flacca*, *C. ornithopoda*, *Crepis praemorsa*, *Orchis militaris*, *Gymnadenia conopsea*, *Leontodon danubialis*, *Gentiana cruciata*, *Polygala amarella*.
5. Южноборовые виды (виды боровых пустошей и сухотравных сосняков). Из видов, встречающихся на остепненных лугах Северо-Запада, в эту группу входят *Artemisia campestris*, *Thymus serpyllum*, *Antennaria dioica*, *Sedum acre*, *Erigeron acer*, *Trifolium arvense*, *Viola rupestris*, *Poa compressa*, *Carlina vulgaris*, *Helichrysum arenarium*, *Hieracium pilosella*.
6. Луговые виды: *Briza media*, *Achillea millefolium*, *Leucanthemum vulgare*, *Galium mollugo*, *Vicia cracca*, *Centaurea jacea*, *Dactylis glomerata*, *Plantago lanceolata*, *Ranunculus acris*, *Solidago virgaurea*, *Trifolium pratense*, *Festuca pratensis*.

Остепненные луга составляют незначительную часть всех лугов Северо-Запада. Они встречаются крайне редко. Значительные их массивы находятся только в двух местах: окрестности д. Пятая Гора в Волосовском р-не Ленинградской обл. и в Изборской котловине Псковской обл. Оба пункта расположены в районах, где известняки подходят близко к поверхности. По флористическому составу луга в этих пунктах различаются довольно сильно (см. таблицу). Общим является высокое обилие и постоянство луговых видов (группа 6). Наряду с ними постоянны и обильны *Trifolium montanum*, *Leontodon hispidus*, *Ranunculus polyanthemos*, *Helictotrichon pubescens*. Эти виды, кроме *R. polyanthemos*, довольно широко распространены по территории Северо-Запада и нередко доминируют. Однако в сообществах

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

Фитоценотическая таблица остепненных лугов Северо-Запада России

Ассоциации	Leontodono—Trifolietum montani						Filipendulo vulgaris—Trifolietum montani	
Варианты	Типичный		Seseli libanotis		Обедненный			
Число описаний	35		7		7		13	
Briza media	9	100	1	100	5	71	5	74
Trifolium montanum	5	100	10	100	14	71	6	84
Leontodon hispidus	3	94	1	100	12	86	1	69
Pimpinella saxifraga	1	94	1	86	6	100	2	77
Linum catharticum		83		57		43		77
Ranunculus polyanthemos		54		57		57		46
Achillea millefolium	1	94	1	100	1	86	2	92
Leucanthemum vulgare	1	97	2	100	1	96		77
Plantago media		71		100	1	57	2	92
Galium mollugo	1	100	2	100	2	100	3	100
Vicia cracca	1	94		88	2	100	1	77
Centaurea jacea	2	94	1	100	5	86		100
Dactylis glomerata	3	97		86	1	86		38
Helictotrichon pubescens	1	43	1	100		28	3	69
Anthyllis vulneraria	2	63	2	57		14	1	54
Campanula rapunculoides	5	97	5	100	1	14	1	62
Leontodon danubialis	2	91	2	100				31
Agrimonia eupatoria	1	77		100				92
Fragaria viridis		60					6	92
Alchemilla glaucescens	2	80	6	100	6	28	3	84
Poa angustifolia		71		86		14		
Gentiana cruciata		43		43				
Crepis praemorsa		66		57				
Polygala comosa	1	88		86		28		8
Carex ornithopoda	1	83	1	86	3	28		23
Origanum vulgare		63	1	84	3	28		54
Carlina vulgaris		71		86		43		46
Polygala amarella		66		57		28		
Inula salicina	1	60	3	71		28		
Cichorium intybus		31		14				
Centaurea scabiosa	1	94	2	86	2	57		46
Potentilla goldbachii		43		43		14		
Tragopogon pratensis		48		28		14		
Gymnadenia conopsea		46		28		14		
Orchis militaris		3		14				
Cypripedium calceolus		3						
Ophioglossum vulgatum		11						
Colchicum autumnale		6						
Carex panicea		57		43				31
Melica nutans		11						
Carex flacca	1	57		43				
Festuca rubra		63		71		14		
Geum rivale		37		33				8
Convallaria majalis	1	14		14				
Polygonum viviparum		6						
Cirsium oleraceum		8						
Heracleum sibiricum		23		28				

Продолжение таблицы

Ассоциации	Leontodono—Trifolietum montani			Filipendulo vulgaris—Trifolietum montani
Варианты	Типичный	Seseli libanotis	Обедненный	
Число описаний	35	7	7	13
Salvia verticillata	3	2 71		
Senecio integrifolius		1 71		
Seseli libanotis	3	2 100		
Brachypodium pinnatum	8	4 71		
Scorzonera humilis	14	1 43		8
Veronica teucrium	48	86	14	31
Hieracium cespitosum		28		
Melampyrum nemorosum	2 40	4 100	1 57	8
Hieracium umbellatum	20	57	3 28	
Calamagrostis epigeios	1 8	43		
Trifolium hybridum	8	43	14	
Galium boreale	28	71	43	3 46
Bunias orientalis	60	14		
Daucus carota	40			46
Lathyrus pratensis	71	28	14	
Echium vulgare	68			
Carum carvi	71	14	14	23
Agrostis tenuis	6	14	4 43	3 54
Campanula glomerata	6	28	1 57	1 54
C. rotundifolia			28	69
Potentilla argentea	8		43	23
Silene nutans			14	31
Trifolium repens	11		1 43	38
Veronica chamaedrys	37	28	86	46
Stellaria graminea	3		57	23
Crepis biennis	3		28	
Alchemilla hirsuticaulis			3 28	
Rumex thyrsiflorus			43	8
Hypericum perforatum			71	8
Helichrysum arenarium			14	
Linaria vulgaris	3		43	15
Achyrophorus maculatus	3		28	1 8
Trifolium medium	23	14	1 43	15
Viola canina			28	
Campanula persicifolia	3		14	
Botrichium lunaria	3		14	8
Carex pedata			14	
C. contigua	6		14	
Medicago falcata			14	
Clinopodium vulgare			14	8
Mentha arvensis			43	
Filipendula vulgaris				2 54
Carex caryophyllea				31
Anemone sylvestris				15
Artemisia campestris	8		1 28	1 84
Astragalus danicus				15

Ассоциации	Leontodono—Trifolietum montani			Filipendulo vulgaris—Trifolietum montani
Варнанты	Типичный	Seseli libanotis	Обедненный	
Число описаний	35	7	7	13
Medicago lupulina	1 54	14	14	3 84
Lotus corniculatus	8			1 100
Primula veris	20	43	1 43	62
Thymus serpyllum				2 46
Antennaria dioica	45	28	14	3 69
Sedum acre	3		14	31
Erigeron acer	8		14	38
Trifolium arvense				1 15
Acinos arvensis	14		28	69
Viola rupestris	3			15
Euphrasia condensata				23
Arabis gerardii				23
Melilotus albus				23
Poa compressa	31		14	1 54
Anthoxanthum odoratum	8			1 31
Festuca ovina	3			2 69
Equisetum arvense	3		14	31
Carex digitata				1 38
Polygala vulgaris			14	38
Sesleria caerulea				8
Centaurium erythrea				8
Gentianella amarella				15
Coronaria flos-cuculi				23
Carex flava				15
Agrostis gigantea	6			15
Senecio jacobea				38
Cerastium cespitosum	23	43	28	77
Luzula multiflora	28	28	43	31
Taraxacum officinale	91	43	3 71	62
Plantago lanceolata	94	43	1 86	38
Knautia arvensis	57	86	57	69
Ranunculus acris	66	14	43	23
Solidago virgaurea	48	71	28	54
Poa pratensis	20			23
Hypericum maculatum	51		28	46
Prunella vulgaris	37	57	14	1 54
Carex pallescens	46		28	23
Tussilago farfara	14	14		31
Hieracium praealtum	37	28	14	23
H. pilosella	71	71	2 43	2 92
Trifolium pratense	54	14	2 43	1 77
Anthemis tinctoria	14		14	23
Phleum pratense	63		86	1 84
Festuca pratensis	1 57	14	14	54
Rhinanthus minor	6		14	8
Potentilla erecta	46	43	3 43	8
Anthriscus sylvestris	17		14	

Продолжение таблицы

Ассоциации	Leontodono—Trifolietum montani			Filipendulo vulgaris—Trifolietum montani
Варианты	Типичный	Seseli libanotis	Обедненный	
Число описаний	35	7	7	13
Fragaria vesca	31	28	43	8
Potentilla anserina	17			15
Deschampsia cespitosa	6			8
Моховой ярус				
Thuidium philibertii	28	57	6 43	15
T. delicatulum	6		9 28	1 54
T. abietinum	23			2 23
Ditrichum flexicaule	8	28		
Campylium chrysophyllum	17	28		8
Eurhynchium hians	3	28		
Rhytidiadelphus squarrosus	6	14	14	

Примечание. В правой части колонок — среднее проективное покрытие, в левой — постоянство.

с доминированием этих видов, как правило, отсутствуют другие лугово-луговостепные виды, и такие луга еще нельзя считать остепненными.

Флористические различия остепненных лугов в этих двух районах, находящихся на расстоянии около 300 км, определяются различиями в условиях местообитания, а также случайностями в наличии или отсутствии ряда луговостепных видов. Все эти виды имеют островные ареалы на этой территории, и в каждом пункте встречается только их часть.

Асс. Leontodono—Trifolietum montani

На южной окраине Ордовикского плато, на западе Ленинградской обл., где слагающие плато известняки залегают более глубоко, встречаются невысокие с пологими склонами моренные холмы, сложенные так называемой локальной мореной, содержащей большое количество известнякового щебня, принесенной ледником с северной части плато. На этих холмах развиваются своеобразные луговые сообщества.

Эти сообщества отличаются высоким видовым богатством (40—50 видов сосудистых растений на 100 $см^2$) и разнообразием (выровненностью). Ярко выраженные доминанты отсутствуют, в то же время более десятка видов могут достигать покрытия 10—20 %. Большое число видов (19) имеет постоянство V класса (более 80 %). Среди них ряд видов настоящих лугов, широко распространенных на Северо-Западе: *Briza media*, *Dactylis glomerata*, *Vicia cracca*, *Taraxacum officinale*, *Achillea millefolium*, *Leucanthemum vulgare*, *Veronica chamaedrys*, *Galium mollugo*, *Centaurea jacea*, *Plantago lanceolata*. Кроме них постоянны виды, имеющие ограниченное распространение на Северо-Западе и фитоценотические позиции, которые включают и луговые степи: *Trifolium montanum*, *Leontodon hispidus*, *Campanula rapunculoides*, *Centaurea scabiosa*, *Carex ornithopoda*. Среди менее постоянных видов следует отметить *Helictotrichon pubescens*, *Anthyllis vulneraria*, *Agrimonia eupatoria*, *Fragaria viridis*, *Poa angustifolia*, *Gentiana cruciata*, *Crepis praemor-*

sa, *Linim catharticum*, *Origanum vulgare*, *Carlina vulgaris*, *Polygala amarella*, *Echium vulgare*, *Inula salicina*, *Tragopogon pratensis*, *Gymnadenia conopsea*, *Veronica teucrium*.

Необычность этих лугов привлекала к ним внимание геоботаников. Их изучением занимались А. А. Ниценко (1962) и Ю. И. Самойлов (1962). К собственно лугово-степной группе А. А. Ниценко относил из встречающихся в этой ассоциации только *Trifolium montanum*, а к южно-луговой — *Leontodon hispidus*, *Tragopogon pratensis*, *Primula veris*, *Polygala comosa*, *Helictotrichon pubescens*, *Anthyllis vulneraria*, а также ряд видов, которые, несомненно, являются лугово-степными (*Fragaria viridis*, *Seseli libanotis*, *Filipendula vulgaris*). Ю. И. Самойлов относил к остепненным лугам сообщества с доминированием *Anthyllis vulneraria*, *Leontodon hispidus*, *Trifolium montanum*, *Centaurea seabiosa*. Присутствие на этих лугах видов, свойственных остепненным лугам и луговым степям, несомненно. Это *Trifolium montanum*, *Campanula rapunculoides*, *Poa angustifolia*, *Origanum vulgare*, *Fragaria viridis*, *Tragopogon pratensis*, *Veronica teucrium*. С невысоким постоянством встречаются *Brachypodium pinnatum*, *Salvia vertieillata*, *Senecio integrifolius*, *Seseli libanotis*.

Еще В. В. Алехин (1922) отмечал, что степные виды на севере своего ареала приурочены к известнякам. Богатство почв этих лугов карбонатами обусловливает появление значительного числа видов кальцефитов (*Leontodon danubialis*, *Gentiana cruciata*, *Crepis praemorsa*, *Polygala amarella*, *Gymnadenia conopsea*, *Carex contigua*), которые принимают значительное участие в сложении этих сообществ.

Моховой покров на этих лугах выражен слабо. Его покрытие только в отдельных случаях достигает 40—60 %. Чаще других встречаются *Thuidium philibertii*, *Abietiella abietina*, *Campylium chrysophyllum* , но нет ни одного постоянного вида.

По флористическому составу эти луга близки к лугам альваров Западной Эстонии и о-ва Эланд в Швеции, но различия в географическом положении и послеледниковой истории сказываются весьма значительно.

Эти луга находятся в радиусе 3—4 км от д. Пятая Гора (в 5 км к югу от ст. Елизаветино, в Волосовском р-не Ленинградской обл.). Еще один небольшой массив расположен в 1 км к северу-западу от пос. Кикерино. Луга формируются на дерново-карбонатных почвах с нейтральной реакцией и высоким содержанием гумуса (8—10 %). Это рендзины, мощность которых составляет 25—40 см, а ниже располагается известняковый щебень (Денисенков, Крым, 1987).

К югу от д. Малое Заречье встречается особый вариант этой ассоциации, отличающийся высоким постоянством *Salvia verticillata*, *Seseli libanotis*, *Senecio integrifolius*, *Brachypodium pinnatum*, *Veronica teucrium* и *Scorzonera humilis*. Все они относятся к видам остепненных лугов и луговых степей. Их можно рассматривать как дифференциальные виды этого варианта. Они не свидетельствуют о более далеко зашедшем остепнении. Это, скорее всего, отражение локальных различий в наборе видов остепненных лугов. Расстояние между двумя вариантами ассоциации около 10 км.

В варианте Seseli libanotis кроме вышеприведенных имеют сравнительно высокое постоянство еще несколько луговых видов. Это не определяется какими-то различиями в условиях среды. Случайное варьирование флористического состава очень высоко во всех растительных ассоциациях, включающих хотя бы 2—3 десятка видов. Сторонники флористической классификации растительности часто не обращают внимания на это и зачисляют в дифференциальные или характерные виды все те, у которых постоянство выше, чем в соседних синтаксонах. При таком подходе группы дифференциальных и характерных видов часто получаются пестрыми по экологии и не отражают реальных различий между синтаксонами.

Сообщества, отнесенные к этой ассоциации, имеют разную историю. Бо́льшая их часть в течение многих десятилетий использовалась как пастбище, что предотвращало их зарастание деревьями и кустарниками, а также препятствовало развитию высокого травостоя из *Dactylis glomerata* и *Festuca pratensis*. В настоящее время эти луга заброшены и на 5/6 площади заросли *Anthriscus sylvestris* и *Bunias orientalis*. Луга южнее д. Пятая Гора развились на сравнительно молодых вырубках и содержат значительное число лесных видов, впрочем, малообильных.

К этой же ассоциации следует отнести в качестве особого, обедненного, варианта группу сообществ, описания которых были сделаны преимущественно на юго-востоке Псковской обл., и одно в Ленинградской обл., на Красной горе, в окрестностях пос. Оредеж. В сообществах этого варианта постоянны и обильны *Trifolium montanum* и *Leontodon hispidus*. Обилия одного из этих видов недостаточно, чтобы отнести сообщество к остепненным лугам. Группы сообществ с доминированием этих растений обычно лишены каких-либо видов остенненных лугов. Этот вариант отличается присутствием ряда луговых видов (*Veronica chamaedrys*, *Stellaria graminea*, *Rumex thyrsiflorus*, *Hypericum perforatum*, *Linaria vulgaris*, *Mentha arvensis*), но их не следует рассматривать как дифференциальные виды варианта, так как они довольно пестры по экологии и при небольшом числе описаний (7) высокие значения встречаемости могут быть результатом случайного варьирования. Сообщества этого варианта отнесены к остепненным лугам, так как в них встречаются, хотя и не постоянно, некоторые виды остепненных лугов. В каждом из этих описаний не менее 2—3 таких видов. Доминантом в 2 сообществах этой группы выступает *Leontodon hispidus*, в 2 других — *Pimpinella saxifraga* и в 3 остальных — *Trifolium montanum*.

Асс. Filipendulo vulgaris—Trifolietum montani

Сообщества этой ассоциации встречаются в Изборской котловине, у с. Старый Изборск Псковской обл. Остепненные луга располагаются на склонах разной экспозиции и крутизны (от 5 до 35°). Борта котловины сложены известняками, которые находятся довольно близко к поверхности. Эти луга, несомненно, летом испытывают недостаток влаги, что сказывается на их флористическом составе. Основу травостоя образуют те же луговые виды, что и в предыдущей ассоциации. Их обилие и постоянство очень близки в обеих ассоциациях; только обилие *Dactylis glomerata* гораздо ниже в данной ассоциации. Из видов остепненных лугов сохраняют свои позиции *Trifolium montanum*, *Leontodon hispidus*, *Anthyllis vulneraria*, *Helictotrichon pubescens*, *Campanula rapunculoides*, *Agrimonia eupatoria*, *Alchemilla glaucescens*. Но здесь отсутствуют *Poa angustifolia*, *Salvia verticillata*, *Senecio integrifolius*, *Seseli libanotis*, *Brachypodium pinnatum*, а также значительное число кальцефитов: *Gentiana cruciata*, *Polygala amarella*, *Gymnadenia conopsea*. Невзирая на близкое залегание известняков, они не оказывают серьезного влияния на растительность склонов котловины, так как грунтовые воды, текущие по поверхности и в глубине известняковой плиты, выходят на поверхность только у основания склонов, где располагаются богатые низинные болота.

Основное отличие этой ассоциации — увеличение покрытия и постоянства *Fragaria viridis* и высокое постоянство *Filipendula vulgaris*, которая полностью отсутствует в асс. Leontodono—Trifolietum. Эти виды остепненных лугов и луговых степей наиболее ярко выраженные из тех, что встречаются на Северо-Западе.

Среди дифференциальных для этой ассоциации — виды остепненных лугов (*Carex caryophyllea*, *Anemone sylvestris*, *Astragalus danicus*, *Lotus corniculatus*, *Arabis gerardii*) и большое число видов сухотравных боров и боровых пустошей (*Thymus serpyllum*, *Antennaria dioica*, *Sedum acre*, *Erigeron acer*, *Trifolium arvense*, *Viola rupestris*, *Poa compressa*). Эта ассоциация приурочена к более сухим местообитаниям, чем предыдущая. Из луговых видов здесь обильны и постоянны *Briza media*, *Galium mollugo*, *G. boreale*, *Centaurea jacea*, *Medicago lupulina*.

Относительная бедность флоры этих лугов может быть вызвана тем, что в Изборской котловине они занимают небольшую площадь. Часть флористических различий с лугами у д. Пятая Гора, возможно, определяется островным эффектом. Популяции лугово-степных видов сохранились на одних островках остепненных лугов Северо-Запада и исчезли или не дошли до других таких островков.

Интересно отметить, что в обоих районах распространения остепненных лугов на них совершенно отсутствует *Galium verum* — довольно обычный вид на сухих лугах Северо-Запада, который нередко рассматривают как один из характерных видов остепненных лугов.

В пойме среднего течения р. Мсты также встречаются остепненные луга, на которых широко распространены *Medicago falcata*, *Galium verum*, *Seseli libanotis*, *Leontodon hispidus*, *Trifolium montanum*, *Anthyllis vulneraria* (Самойлов, 1966), но детальная информация о флористическом составе этих лугов отсутствует.

Положение этих лугов в эколого-фитоценотической классификации определяется не просто. Они относятся к подтипу остепненных лугов, но далее определить их место в системе оказывается более сложно, так как при яркой выраженной полидоминантности невозможно более или менее объективно определить, к какому классу формаций, группе формаций или формации их отнести. Но, по-моему, это и не нужно, доминантный критерий в этой ситуации не работает. Внутри подтипа остепненных лугов деление следует проводить с использованием географических и флористических критериев.

Нелегко найти место этим лугам и во флористической классификации. В своем обзоре союза Mesobromion (Koch 1926) Knapp 1942 в Западной Европе J. H. Willems (1982) приводит список характерных видов союза. Бóльшая часть этих видов хорошо представлена иа остепненных лугах Северо-Запада. Это *Agrimonia eupatoria*, *Anthyllis vulneraria*, *Carex caryophyllea*, *Carlina vulgaris*, *Helictotrichon pubescens*, *Leontodon hispidus*, *Oryganum vulgare*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago media*, *Primula veris*, *Sanguisorba minor* (последний очень редок в этом районе). Всего 11 видов из 15. Вполне достаточно, чтобы отнести остепненные луга Северо-Запада к этому союзу. Из видов, дифференцирующих этот союз от союза Xerobromion erecti, на остепненных лугах Северо-Запада встречаются *Achillea millefolium*, *Briza media*, *Campanula rotundifolia*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex flacca*, *Centaurea jacea*, *Camptothecium lutescens*, *Leucanthemum vulgare*, *Dactylis glomerata*, *Daucus carota*, *Knautia arvensis*, *Linum catharticum*, *Lotus corniculatus*, *Medicago lupulina*, *Prunella vulgaris*, *Tragopogon pratensis*, *Trifolium repens*. Не часто удается обнаружить на Северо-Западе такое же хорошее соответствие какому-либо союзу или порядку ксерофильных травяных сообществ, как в Западной Европе.

Состав характерных видов союза не одинаков у разных авторов из разных регионов. H.-D. Krausch (1961) приводит для союза Mesobromion такие виды: *Brachypodium pinnatum*, *Campanula glomerata*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Gentiana cruciata*, *Polygala comosa*, *Trifolium montanum*, *Veronica teucrium*. Он отмечает, что во многих сообществах этого союза господствует *Brachypodium pinnatum*. Эта характеристика союза дана для Германии, т. е. для Центральной Европы, где

союз Mesobromion сменяется союзом Cirsio—Brachypodion, и не удивительно, что там оба союза близки. Любопытнее другое: среди характерных видов Cirsio—Brachypodion нет видов остепненнных лугов Северо-Запада (Toman, 1981), а среди дифференциальных видов — только *Briza media* и *Carex flacca*. Оба союза входят в порядок Brachypodietalia, характерными видами которого считают *Trifolium montanum*, *Medicago falcata*, *Filipendula vulgaris*, *Brachypodium pinnatum*, *Achyrophorus maculatus*, *Prunella grandiflora*, *Plantago media*. От более ксерофильного порядка Festucetalia valesiacae этот порядок отличается наличием ряда мезофильных луговых видов: *Rhinanthus serotinus*, *Dactylis glomerata*, *Briza media*, *Linum catharticum*, *Ranunculus repens*, *Carex flacca* (Kuyper et al., 1978).

Союз Mesobromion распространен именно в Западной Европе, в Центральной Европе его сменяет союз Cirsio—Brachypodion, кроме того, оба союза принадлежат к классу Festuco—Brometea Br.-Bl. et Tx. 1943, к которому относят наиболее ксерофильные травяные сообщества Европы и к которому российские сторонники флористической классификации относят степи Восточной Европы и Западной Сибири. Помещать остепненные луга в степной класс нет никаких оснований. Из характерных видов класса Festuco—Brometea, которые W. Matuszkiewicz (1984) приводит для территории Польши, на остепненных лугах Северо-Запада встречаются *Allium oleraceum*, *Anthyllis vulneraria*, *Arabis hirsuta*, *Artemisia campestris*, *Helictotrichon pubescens* (этот вид W. Matuszkiewicz приводит в числе характерных и для лугового класса Molinio—Arrhenatheretea), *Brachypodium pinnatun*, *Campanula glomerata*, *Carex caryophyllea*, *Carlina vulgaris*, *Centaurea scabiosa*, *Crepis praemorsa*, *Filipendula vulgaris*, *Gentiana cruciata*, *Plantago media*, *Poa compressa*, *Polygala comosa*, *Sanguisorba minor*. Из характерных видов пор. Festucetalia valesiacae — *Salvia verticillata*, союза Cirsio—Brachipodion — *Senecio integrifolius*, а из характерных видов асс. Origano—Brachypodietum pinnati — *Origanum vulgare*, *Agrimonia eupatoria*, *Hypericum perforatum*. На альварах о-ва Сааремаа характерные виды этого класса представляют *Helictotrichon pratense*, *Medicago lupulina*, *Anthyllis vulneraria*, *Ranunculus bulbosus*, *Plantago media*, *Trifolium montanum*, *Potentilla tabernaemontani*, *Lotus corniculatus*, *Cirsium acaule*, *Senecio jacobea* (Boch, Dengler, 2004). Далеко не все эти виды являются степными. Б. М. Миркин и Л. Г. Наумова (1998) дают для этого класса короткий список диагностических видов (характерных и дифференциальных), из которых только 3 встречаются на исследованных нами лугах. Классы флористической классификации растительности не соответствуют типам растительности русской геоботаники. В связи с этим возникают сложности с распределением синтаксонов Восточной Европы по классам, выделенным в Западной и Центральной Европе.

Внутри класса Molinio—Arrhenatheretea выделен пор. Galietalia veri Mirkin et Naumova 1986, а в нем союз Trifolion montani с характерными видами *Trifolium montanum*, *Ranunculus polyanthemos*, *Fragaria viridis*. Это, несомненно, виды остепненных лугов, но кроме них в число характерных видов союза входили *Thalictrum minus*, *Rumex thyrsiflorus*, *R. confertus*, *Tanacetum vulgare*, не имеющие никакого отношения к остепненным лугам и степям, хотя авторы союза считают, что это наиболее типичные остепненные луга. А. Д. Булохов (1990) для этих союза и порядка выделяет другую комбинацию диагностических видов, которая гораздо более соответствует остепненным лугам. В нее входят *Galium verum*, *Poa angustifolia*, *Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, *Ranunculus polyanthemos*, *Trifolium montanum*, *Medicago falcata*, *Polygala comosa*, *Artemisia campestris*. В более поздней работе Миркин и Наумова (1998) расширили списки диагностических видов порядка и союза, но чисто луговые и рудеральные виды в них остались.

Каким образом можно отнести какую-либо ассоциацию к синтаксонам более высокого ранга, если набор характерных видов сильно различается у разных авторов, по материалам нз разных регионов? Какого числа характерных видов достаточно для отнесения фитоценотической таблицы из ограниченного по площади района к конкретной ассоциации, союзу, порядку и классу? Определенного ответа на эти вопросы в геоботанической литературе найти нельзя. Нередко можно встретить высказываиия такого рода: из 5 характерных видов ассоциации в этом районе найден только 1 или из 6 характерных видов ассоциации встречены 3, а из 5 другой ассоциации — 2. Принимаемые синтаксономические решения в таких ситуациях, естественно, крайне субъективны.

Сопоставление ассоциаций остепиенных лугов Северо-Занада с ассоциациями, выделенными в Западной и Центральной Европе, еще более сложное дело. Начнем с ассоциаций союза Mesobromion, распространенного в Западной Европе. В сообществах асс. Fragario—Helictotrichetum на песчаной почве с большим количеством ракушек из провинции Богуслан в Швеции доминируют характерные виды *Fragaria viridis* и *Helictotrichon pratense*. Из характерных видов союза встречается *Carex caryophyllea*. В этой ассоциации много видов сухих лугов: *Galium verum*, *Festuca ovina*, *Anthyllis vulneraria*, *Pimpinella saxifraga*, *Camptothecium lutescens*, *Silene nutans*, *Ranunculus polyanthemos*, *Poa angustifolia*, *Geranium sanguineum*, *Thalictrum minus*, *Agrimonia eupatoria* (Hallberg, 1971). В другой ассоциации из этого района (Alchemillo—Festucetum) много базифильных видов: *Arabis hirsuta*, *Carex caryophyllea*, *C. flacca*, *Carlina vulgaris*, *Centaurea scabiosa*, *Primula veris*, *Alchemilla glaucescens*, *Medicago lupulina*. Высокое флористическое сходство этих ассоциацнй с ассоциациями Leontodo—Trifolietum н Filipendulo—Trifolictum очевидно.

В Австрии, в провинции Штирия для асс. Mesobrometum erecti Koch 1926 с доминированием *Bromus erectus* характерны *Leontodon hispidus*, *Plantago media*, *Ranunculus bulbosus*, *Carex montana*, *Rhytidium rugosum* (Bohner et al., 2003). Из видов, встречающихся на Северо-Западе, постоянны *Medicago falcata*, *Carex caryophyllea*, *Lotus corniculatus*, *Briza media*, *Helictotrichon pubescens*, *Knautia arvensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Dactylis glomerata*, *Plantago lanceolata*. Автор этой ассоциации W. Koch (1926) включал в число характерных видов *Trifolium montanum*, *Echium vulgare*, *Salvia pratensis*. В другой ассоциации этого союза, Scabioso ochroleucae—Brachypodietum pinnati Klika 1933, доминирует *Brachypodium pinnatum*, встречаются *Centaurea scabiosa*, *Galium verum*, *Phleum phleoides*, *Sanguisorba minor*, *Knautia arvensis*, *Veronica teucrium*, *Trifolium montanum*, *Anthyllis vulneraria*, *Anemone sylvestris*, *Peucedanum oreoselinum*, *Fragaria viridis* (Jaroš, 1980).

Ассоциации союза Cirsio—Brachypodion, несмотря на то что они географически ближе к Северо-Западу России, имеют мало общего с остепненными лугами этого региона. В асс. Polygalo majoris—Brachypodietum Wagner 1941 с востока Австрии доминируют *Bromus erectus* и *Brachypodium pinnatum*, а из характерных видов союза встречаются на остепненных лугах Северо-Запада только *Carlina vulgaris* и *Inula salicina* (Willner et al., 2004). На пойменных лугах среднего течения р. Эльбы представлены сообщества асс. Filipendulo vulgaris—Ranunculetum polyanthemi Hundt (1954) 1958, которую характеризуют *Ranunuculus polyanthemos, Filipendula vulgaris*, *Galium verum*, *Anthoxanthum odoratum* (Warthemann, Reichhoff, 2001; Warthemann, 2003).

Асс. Brachypodio pinnati—Scorzonereum hispanicae Gauckler 1957 имеет характерные виды *Anthyllis vulneraria*, *Filipendula vulgaris*, *Seseli annuum*, *Trifolium montanum*, *Veronica spicata*, среди ее постоянных видов — *Galium verum*, *Hypericum perforatum*, *Pimpinella saxifraga*, а доминируют *Festuca rupicola* или *Carex humilis*

(Toman, 1981). Эти сообщества более ксерофильны, чем северо-западные этой ассоциации, как можно судить по доминантам, но не по характерным видам. Во второй ассоциации, приведенной в работе W. Toman, Anemono sylvestris—Brachypodietum pinnati Toman 1980 среди характерных видов упоминается *Gentiana cruciata*, а среди постоянных — *Fragaria viridis*, *Lotus corniculatus*, *Pimpinella saxifraga*, *Sanguisorba minor*.

С территории Польши описана асс. Carici flaccae—Tetragonolobetum maritimi Medwecka-Kornaś 1959, в которой обильны *Carex flacca* и *Tetragonolobus maritimus*. Кроме них, в число характерных видов входят *Carex caryophyllea*, *Sesleria caerulea*, *Ctenidium molluscum* (Głazek, Łuszczynska, 1994). В этой ассоциации встречаются *Filipendula vulgaris*, *Brachypodium pinnatum*, *Sanguisorba minor*, *Lotus corniculatus*.

Бóльшая часть того, что в России называют настоящими лугами, во флористической классификации входит в асс. Arrhenatheretum elatioris, которая подразделяется на большое число субассоциаций и вариантов. В наиболее сухой субасс. brizetosum medii Tx. 1937, встречающейся на глинах с большим количеством известнякового щебня, дифференциальными видами служат *Helictotrichon pubescens*, *Briza media*, *Plantago media* (Tumidajowicz, 1971), а среди дифференциальных видов субасс. helictotrichosum pubescentis — *Galium verum*, *Polygala comosa*, *Stachys officinalis*, *Thymus pulegioides*, *Salvia pratensis*, *Hypochoeris radicata* (Eggler, 1958). R. Hundt (1958) выделяет в этой ассоциации в долинах рек Заале и Эльбы субассоциации с *Bromus erectus*, *Salvia pratensis* и *Festuca valesiaca*. В число характерных видов этой ассоциации нередко включают *Tragopogon orientalis*, *Crepis biennis*, *Daucus carota*.

Сравнение выделенных па Северо-Западе остепненных лугов с ассоциациями из других регионов Восточной Европы не менее сложное дело. А. Д. Булохов (1990, 1991) на юго-западе Нечерноземья в союзе Trifolion montani описал 4 ассоциации, из которых асс. Anthyllidi—Trifolietum montani W. Mat. 1980 довольно близка к асс. Filipendulo—Trifolietum montani из Изборской котловины. Из 3 диагностических видов этой ассоциации в Изборске отсутствует *Scabiosa ochroleuca*, а из диагностических видов союза и порядка нет *Medicago falcata*, *Poa angustifolia*, *Galium verum*. На остепненных лугах Изборска также постоянны и обильны *Briza media*, *Helictotrichon pubescens*, *Leontodon hispidus*, постоянны *Campanula rapunculoides*, *Agrimonia eupatoria*, *Alchemilla glaucescens*. Последний вид встречается в асс. Hieracio pilosellae—Koelerietum pyramidatae в Чехии (Blažkova, 1991) и в асс. Alchemillo—Festucetum союза Mesobromion на юге Швеции (Hallberg, 1971). Геоботаники редко определяют манжетки до вида, и, вероятно, позиции *Alchemilla glaucescens* на остепненных лугах еще более значительны, чем это можно установить по литературе.

В книге «Луга Нечерноземья» (1984) приведены 2 ассоциации остепненных лугов. В асс. Galietum veri почти все доминирующие виды злаков луговые, за исключением *Koeleria delavignei*. Из дифференциальных видов этой ассоциации на Северо-Западе нет *Koeleria delavignei*, *Dianthus fischeri*, *Genista tinctoria*. Вторая асс. Trifolietum montani с дифференциальными видами *Trifolium montanum*, *Fragaria viridis*, *Ranunculus polyanthemos*, *Polygala comosa* ближе к остепненным лугам Северо-Запада. Наборы дифференциальных видов этих ассоциаций слабо перекрываются, общими являются лишь *Fragaria viridis*, *Trifolium montanum*, а это затрудняет сравнение этих ассоциаций с другими. Для Южного Урала в союзе с Trifolion montani приведены 4 ассоциации (Ямалов и др., 2003), но ни одна из них не соответствует остепненным лугам Северо-Запада. Асс. Ranunculo auricomi—Trifolietum medii с дифференциальными видами *Centaurea stenolepis*, *Ranunculus auricomus*, *Carex contigua*, *Geum rivale* вряд ли можно отнести к остепненным лугам.

В большинстве случаев остепненные луга в Восточной Европе были описаны в поймах рек. Они имеют мало общего с суходольными лугами на карбонатах. Основными доминантами на пойменных остепненных лугах выступают *Poa angustifolia*, *Agrostis vinealis*, *Festuca valesiaca*, *Bromus erectus* (Алехин, 1922 — р. Ворона; Антипин, Пчелкин, 1929 — р. Нерль; Марков, 1955 — р. Кама; Юркевич, Буртыс, 1966 — р. Неман; Смирнова и др., 1972 — р. Ветлуга; Шеляг-Сосонко и др., 1980, 1981 — р. Днепр, 1986 — р. Десна; Соломаха, 1982 — р. Ворскла; Сапегин, 1986 — р. Сож).

Ассоциации флористической классификации характеризуются характерными и дифференциальными видами или характерной комбинацией видов. Эти признаки не сохраняются абсолютно в пространстве. Изменения видового состава и набора характерных видов вызваны тем, что ареалы некоторых видов не заходят на данную территорию, а вместо них появляются другие виды. Кроме того, имеет место значительное случайное варьирование флористического состава на локальном уровне. Все это делает границы между ассоциациями расплывчатыми, а характерные виды условными и не очень надежными. В то же время на остепненных лугах в каждом регионе сохраняется ядро видов, характеризующее эти луга. Это ядро видов свойственно остепненным лугам как Восточной Европы, так и Западной Сибири. На остепненных лугах Западной Сибири обильны *Poa angustifolia*, *Phleum phleoides*, *Filipendula vulgaris*, *Medicago falcata*, *Fragaria viridis*, *Seseli libanotis* (Куминова, Митрофанова, 1963; Дымина, 2002). Из видов, отсутствующих в Европейской России, — *Peucedanum morisonii*, *Carex duriuscula*. На лугах Барабы кроме этих видов постоянны *Carex praecox*, *Galium verum*.

Этот длинный обзор литературы по остепненным лугам приведен автором для того, чтобы показать, как сложно установить идентичность или близость имеющихся материалов к каким-либо ранее выделенным синтаксонам. Автора удивляет и восхищает та легкость, с которой российские поклонники флористической классификации творят новые классы, порядки, союзы и ассоциации или относят свои описания к ассоциациям, впервые описанным за несколько тысяч километров.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49280) и программы «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. 390 p.

Аванесова А. А. Динамика растительности Стрелецкой степи при разных режимах охраны // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 5. С. 796—812.

Алехин В. В. Растительность лугов реки Вороны // Журн. Моск. отд. РБО. 1922. Т. 1. С. 28—57.

Антипин Н. А., Пчелкин В. М. Заливные луга по реке Нерли // Тр. Иваново-Вознесенского губ. научн. об-ва краеведеиия. 1929. Вып. 6. С. 7—57.

Булохов А. Д. Синтаксономия травянистой растительности южного Нечерноземья. 2. Порядок Galietalia veri. Деп. в ВИНИТИ. 1990. 23 с.

Булохов А. Д. Основные черты травяной растительности южного Нечерноземья (опыт эколого-флористической классификации) // Биол. науки. 1991. № 8. С. 119—129.

Василевич В. И. Боровые пустоши Северо-Запада РСФСР // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск, 1988. С. 121—130.

Гращенкова В. С. Осока гвоздичная // Биологическая флора Московской области. 1980. Вып. 6. М. С. 93—100.

Денисенков В. П., Крым И. Я. Современное состояние растительиости и почв урочища Донцы // Вестн. ЛГУ. Сер. геол., геогр. 1987. Вып. 2. С. 118—120.

Дымина Г. Д. Остепненные луга и луговые степи правобережья Оби Новосибирской области // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 127—136.

Куминова А. В., Митрофанова М. П. Суходольные луга Приобья // Тр. Центр. сиб. бот. сада. 1963. Вып. 6. С. 285—305.

Луга Нечерноземья. М., 1984. 158 с.

Марков М. В. Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Часть 1 // Уч. зап. Казан. унив. 1955. Т. 115. Кн. 1. С. 3—304.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. О высших единицах синтаксономии равнинных гликофитных лугов европейской части СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 93—104.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности. Уфа, 1998. 413 с.

Ниценко А. А. Остепненные луга Северо-Запада СССР и их значение в сельском хозяйстве // Природные условия и вопросы земледелия на Северо-Западе СССР. Л., 1962. С. 45—63.

Носова Л. М. Флоро-географический анализ севериой степи европейской части СССР. М., 1973. 187 с.

Сабардина Г. С. Луговая растительиость Латвийской ССР. Рига, 1957. 304 с.

Самойлов Ю. И. Луга совхоза «Кикерино» Волосовского района и меры их улучшеиия // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1962. Вып. 4. С. 15—22.

Самойлов Ю. И. Геоботанический очерк лугов поймы Средней Мсты // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1966. Вып. 2. С. 61—72.

Сапегин Л. М. Сообщества поймы нижнего течения р. Сож // Классификация растительиости СССР. М., 1986. С. 62—69.

Смирнова А. Д., Притворова В. Г., Гаревская М. А. Типологическне особениости и хозяйствениая классификация лугов поймы р. Ветлуги н ее притоков // Тр. Горьковского сельхоз. ин-та. 1972. Т. 49. С. 140—147.

Соломаха В. А. Заплавні луки р. Ворскли // Укр. бот. журн. 1982. Т. 39. № 4. С. 30—35.

Уранов А. А. Растительность Лысковского песчаиого Заволжья // Предварительный отчет о работах Нижегородской геоботанической зкспедиции в 1928 г. 1929. Т. 4. С. 27—32.

Черепанов С. К. Сосудистые растеиия России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Афанасьев Д. Я., Соломаха В. А. // Класифікація заплавних лук р. Дніпра на основі еколого-флористичних критеріїв // Укр. бот. журн. 1980. Т. 37. № 6. С. 8—14.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Афанасьєв Д. Я., Соломаха В. А., Абрамова Л. М., Міркін Б. М. // Характеристика фітоценонів заплавних лук р. Дніпро // Укр. бот. журн. 1981. Т. 38. № 2. С. 16—32.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Соломаха В. А., Сипайлова Л. М. Сообщества пойм лесиой зоны Украины // Классификация растительности СССР. М., 1986. С. 59—62.

Юркевич И. Д., Буртыс Н. А. Остепненные луга в пойме верхиего течения Немана // Геоботан. исследования. Минск, 1966. С. 3—26.

Ямалов С. М., Филинов А. А., Соломещ А. И. Остепненные луга порядка Galietalia veri на Южном Урале // Растнтельность России. 2003. № 5. С. 62—80.

Blažkova D. Vegetation der Frischwiesen des böhmischen Erzgebirges und der angrenzenden Gebiete. I. Naturverhältnisse, Trockenrasen, Weiden und Wiesen des Gebirgsraums // Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occid. Botanica. 1991. Vol. 33. S. 1—46.

Boch S., Dengler J. Die Trockenrasen der Insel Saaremaa (Estland): Characterizierung und Phytodiversität (erste Ergebnisse) // Kieler Notizen. 2004. Vol. 32. S. 3—8.

Bohner A., Grims F., Sobotik M., Zechner L. Die Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobrometum erecti Koch 1926) in mittleren Steierischen Ennstal // Tuexenia. 2003. Vol. 23. S. 199—225.

Eggler J. Wiesen und Wälder des Saßtales in Steiermark // Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark. 1958. Bd 88. S. 23—50.

Glazek T., Łuszczynska B. Carici flaccae-Tetragonoloberum maritimae — a new plant association // Fragm. Flor. Geobot. 1994. Vol. 39. N 1. P. 277—290.

Hallberg H. P. Vegetation auf Schalenablagerungen in Bohuslän, Sweden // Acta Phytogeogr. Suecica. 1971. Vol. 56. 136 S.

Hundt R. Beiträge zur Wiesenvegetation Mitteleuropas. 1. Die Auenwiesen an der Elbe, Saale und Mulde // Nova Acta Leopoldina. 1958. Bd 20. N 135. 206 S.

Jaroš V. Rostlinná společenstva vápenců ratajské zóny a středniho Posázavi // Preslia. 1980. Vol. 52. N 1. S. 71—95.

Koch W. Die Vegetationseinheiten der Linthebene // Jahrb. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1926. Bd 61. Teil 2. S. 1—144.

Krausch H.-D. Die kontinentalen Steppenrasen (Festucetalia valesiacae) in Brandenburg // Fed. Repert. 1961. Beih. 139. S. 167—227.

Kuyper Th. W., Leeuwenberg H. F. M., Hübl E. Vegetationskundliche Studie an Feucht-, Moor- und Streuwiesen in Burgenland und östlichen Niederösterreich // Linzer Biol. Beitr. 1978. Bd 10. N 2. S. 231—321.

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa, 1984. 298 s.

Toman W. Die Gesellschaften der Klasse Festuco—Brometea im westlichen Teil des bömischen Xerothermgebietes. Teil 3 // Fed. Rep. 1981. Bd 92. N 7—8. S. 569—601.

Tumidajowicz D. Zespoly łąkowe okolic Mogilan na Pogórzu Wielickim // Fragm. Flor. Geobot. 1971. Vol. 17. N 4. S. 547—576.

Warthemann G. Entwicklung und gegenwärtige Zustand des Auengrünlandes an der mittleren Elbe in Sachsen-Anhalt // Kieler Notizen. 2003. Vol. 31. S. 1—10.

Warthemann G., Reichhoff L. Die Pflanzengesellschaften des Auengrünlandes im Biosphärenreservat Mittlere Elbe (Sachsen-Anhalt) im historischen, räumlichen und syntaxonomischen Vergleich // Tuexenia. 2001. Vol. 21. S. 153—178.

Willems J. H. Phytosociological and geographical survey of Mesobromion communities // Vegetatio. 1982. Vol. 48. N 3. P. 227—240.

Willner W., Jakomini Ch., Sauberer N., Zechmeister H. G. Zur Kenntnis kleiner Trockenraseninseln im osten Österreichs // Tuexenia. 2004. Vol. 24. S. 215—226.

SUMMARY

Two associations of steppe meadows were distinguished in the North-Western European Russia. Ass. Leontodno—Trifolietum montani occurs in the southern fringe of Ordovic Plateau in Leningrad Region, and ass. Filipendulo vulgaris—Trifolietum montani occurs in Izborsk hollow of Pskov Region. Both associations are connected with soils rich in limestone. They can be included in the West European union Mesobromion. The similarity with the order Galietalia veri from the East Europe is much lower.

УДК 581.4 : 582.949.27

© Е. В. Байкова

ОПЫТ ПОСТРОЕНИЯ СИСТЕМЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РОДА *SALVIA* (*LAMIACEAE*)

E. V. BAIKOVA. EXPERIENCE OF WORKING OUT A SYSTEM OF LIFE FORMS IN THE GENUS *SALVIA* (*LAMIACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 31.08.2005
Окончательный вариант получен 29.11.2005

Проанализировано разиообразие жизненных форм в роде *Salvia*. Предложена иерархическая классификация, основанная иа эколого-морфологических принципах и учитывающая особенности как «бессезоиных», так и «сезонных» биоморф шалфеев. Выделено 3 типа: «бессезонных», «сезоиных» и однолетиих трав. В отделе полудревесиых растений кроме типа полукустарников и полукустариичков выделен тнп гербоидов. В характеристиках групп иизшего ранга отражены морфологические признаки резидов, особенности корневой системы, способность побегов к полеганию и образованию придаточных корней. Выявлеиные черты параллелизма в вегетативной сфере рассматриваются как следствие единых, генетически обусловленных возможностей структурных преобразоваиий в естественном роде *Salvia*.

Ключевые слова: жизненные формы, *Salvia*, *Lamiaceae*.

Одним из основных аспектов монографического исследования родов считается биоморфологический анализ и ностроение системы жизненных форм (Серебряков, 1955; Шулькина, 1983; Шафраиова, 1990). Род шалфей (*Salvia* L.), крупнейший в сем. *Lamiaceae*, содержит около 900 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях Старого и Нового Света (Mabberley, 1987). Литературные данные по биоморфологии шалфеев фрагментарны, что обусловило актуальность выполненного нами комплексного исследования рода *Salvia*. Биолого-морфологические особенности 43 модельных видов, представляющих большинство подродов и секций, были изучены в интродукционном эксперименте (Байкова, 1996а, 1997, 2005б). На обширном гербарном материале (LE, MW, MHA, TK, MOSP, NS, NSK, SSBG) были проанализированы морфологические признаки вегетативных и репродуктивных органов около 600 видов. Основными задачами исследования было выявление структурных закономерностей организации биоморф, их возрастной динамики, направлений биоморфологической эволюции (Байкова, 1996б, 1998, 2000, 2004, 2005а). Итогом проведенного анализа стала система жизненных форм рода *Salvia* (Байкова, 2005а).

Освоение шалфеями разнообразных экотопов в нескольких климатических зонах и в различных высотных поясах обусловило формирование широкого спектра их жизненных форм. На начальных этапах исследования мы попытались классифицировать биоморфы шалфеев согласно классическим эколого-морфологическим си-

стемам C. Raunkiaer (1934) и И. Г. Серебрякова (1962). Так, в роде *Salvia* представлены все основные типы жизненных форм по Raunkiaer (1934), однако слишком высокий ранг этих категорий не позволяет отразить все разнообразие биоморфологических признаков, выявленное у видов рода. Потребовалась более детальная проработка иерархически соподчиненных групп. Кроме того, объединение в одном типе фанерофитов древесных растений и травянистых шалфеев «бессезонного» климата представляется нам нецелесообразным вследствие их значительных габитуальных различий, несмотря на сходство по признаку положения почек возобновления.

В соответствии с классификацией Серебрякова (1962) среди шалфеев имеются представители всех отделов (за исключением водных трав) и почти всех типов биоморф. Однако некоторые шалфеи имеют своеобразные жизненные формы, не представленные в этой системе. К таким биоморфам относятся прежде всего травы, распространенные во влажно-тропическом климате.[1] Так, значительное число шалфеев из подрода *Calosphace* составляют многолетние травянистые растения, которые принципиально отличаются от трав умеренной зоны по особенностям возобновления побеговой системы. Raunkiaer (1934 : с. 33) относит подобные растения к группе травянистых фанерофитов. Их почки возобновления расположены надземно, на отрицательно геотропичных многолетних побегах. По этому признаку они близки к древесным растениям, однако отличаются от них слабым одревеснением и значительной паренхиматизацией. Таким образом, тропические многолетние травы «бессезонного» климата по эколого-морфологическим характеристикам близки к древесным растениям, а по анатомическим — к травянистым. Мы согласны с мнением Л. Е. Гатцук (1976) о необходимости разделения «бессезонных» и «сезонных» трав, основываясь на существенных биоморфологических различиях между ними.

Представленное в роде *Salvia* разнообразие полудревесных растений также выходит за рамки классификации Серебрякова. В ней не отражены длиннопобеговые полудревесные формы с базиемподиальным нарастанием, габитуально сходные с многолетними травами. Для обозначения такой биоморфы Гатцук (1973, 1974) предложила термин «гербоид». Этого термина придерживаемся и мы в своей системе. Для некоторых южноамериканских шалфеев характерна специфическая биоморфа гербоида с утолщенным («клубневидным») одревесневшим каудексом.

Биоморфологическое своеобразие шалфеев обусловило необходимость создания классификации, учитывающей особенности как «бессезонных», так и «сезонных» жизненных форм. Система иерархически соподчиненных группировок жизненных форм в роде *Salvia* разработана нами на основе анализа биоморфологического разнообразия шалфеев. Методологически она опирается на традиции эколого-морфологического подхода, обоснованного в работах Raunkiaer (1934) и Серебрякова (1962, 1964), рассматривающих габитус растений как результат адаптации к среде обитания.

Следуя традиции, заложенной в системе Серебрякова, в качестве единицы наиболее высокого ранга нами принят отдел. В роде *Salvia* представлены 3 отдела жизненных форм — древесные, полудревесные и травянистые растения. Выделение групп следующего ниже ранга — типов — основано на различиях в продолжительности жизни надземных скелетных осей, положении почек возобновления и соотношении отмирающей и остающейся частей побегов возобновления. Так, отдел травянистых растений разделен на 3 типа: «бессезонных», «сезонных» и однолетних трав. В отделе полудревесных растений кроме типа полукустарников и полукустар-

[1] И. Г. Серебряков указывал на ограниченные возможности своей системы применительно к тропическим растениям (1962: с. 104): «В ней совсем не отражены весьма своеобразные и малоизвестные нам травы влажно-тропических и субтропических лесов».

ничков выделен тип гербоидов (травянистых полукустарников). Отдел древесных растений, как и в системе Серебрякова, включает типы деревьев и кустарников.

Установленные нами классы биоморф определяются прежде всего особенностями габитуса, у многолетних трав — числом плодоношений в течение жизни (поликарпические и монокарпические биоморфы), у однолетников — длительностью жизни особи. В качестве единиц низшего ранга приняты группы, а для «сезонных» и однолетних трав, биоморфологические характеристики которых традиционно прорабатываются более детально, — подгруппы. В характеристиках групп и подгрупп отражены морфологические особенности корневой системы, способность побегов к полеганию и образованию придаточных корней, длина междоузлий в базальной зоне.

В качестве примеров приведены названия видов, для которых характерна указанная биоморфа (необходимо отметить, что некоторые виды могут иметь несколько жизненных форм в зависимости от условий обитания).

СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РОДА *SALVIA*

Отдел А. **ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ.**

Тип I. **Деревья.**

Класс 1. **Кронообразующие прямостоячие деревья.** *S. arborescens, S. rhinosina* var. *arborescens*, *S. thyrsiflora* (подрод *Calosphace*).

Тип II. **Кустарники.**

Класс 2. **Прямостоячие кустарники.** *S. gesneraeflora*, *S. pubescens*, *S. heerii*, *S. gilliesii*, *S. lorentzii* и многие другие виды подрода *Calosphace*; *S. aurea*, *S. africana*, *S. canariensis* и др. виды секции *Nactosphace; S. pomifera* (секция *Hymenosphace*); *S. fruticosa*, *S. cabulica* (секция *Salvia*).

Класс 3. **Лианоидные кустарники.**

Группа 3.1. Опирающиеся лианы. *S. acuminata*, *S. intonsa*, *S. scandens*, *S. florida* (подрод *Calosphace*).

Отдел В. **ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ.**

Тип III. **Полукустарники и полукустарнички.**

Класс 4. **Полукустарники.** *S. officinalis*, *S. tomentosa*, *S. aucheri*, *S. candelabrum* и др. виды секции *Salvia*; *S. bucharica* и др. виды секции *Hymenosphace*; *S. chamaedryoides*, *S. tricuspidata* и др. виды подрода *Calosphace*; *S. carnosa*, *S. dorrii* (секция *Audibertia*).

Класс 5. **Полукустарнички.**

Группа 5.1. Прямостоячие каудексовые полукустарнички. *S. suffruticosa*, *S. caespitosa*, *S. rosifolia* и др. виды секции *Salvia*; *S. aegyptiaca* и др. виды секции *Eremosphace*; *S. baldshuanica* (секция *Sanglakia*); *S. canescens* (секция *Aethiopis*); *S. lanigera*, *S. pseudojaminiana* (секция *Plethiosphace*).

Группа 5.2. Полукустарнички с полегающими удлиненными побегами. *S. multicaulis* (секция *Hymenosphace*); *S. sonomensis*, *S. spathacea* (секция *Audibertia*).

Тип IV. **Гербоиды.**

Класс 6. **Гербоиды с неутолщенными одревесневшими резидами.**

Группа 6.1. Гербоиды с прямостоячими побегами.

Подгруппа 6.1.1. Гербоиды, не имеющие утолщенных придаточных корней. Виды подрода *Calosphace*: секция *Farinaceae*, *S. helianthemifolia* (секция *Lavanduloideae*); *S. scabra*, *S. triangularis*, *S. obtusata* и др. виды секции *Heterosphace*.

Подгруппа 6.1.2. Гербоиды с клубневидными придаточными корнями. *S. forreri*, *S. urticifolia* (секция *Uliginosae*).

Группа 6.2. Гербоиды с полегающими побегами. *S. arizonica*, *S. assurgens*, *S. leptophylla* и др. виды подрода *Calosphace*; *S. granitica*, *S. repens*, *S. tysonii* (секция *Heterosphace*).

Класс 7. **Гербоиды с утолщенным одревесневшим каудексом.**

Группа 7.1. Гербоиды с прямостоячими побегами. *S. schmalhausenii*, *S. campylodonta*, *S. drobovii* и др. виды подрода *Macrosphace*; *S. tetrodonta*; виды секции *Rudes* подрода *Calosphace*.

Группа 7.2. Гербоиды с полегающими побегами. *S. oreopola*, *S. villosa*, *S. pseudocomosa* и др. виды секции *Uliginosae* подрода *Calosphace*.

Класс 8. **Гербоиды с сильно утолщенным («клубневидным») одревесневшим каудексом.** Виды из подрода *Calosphace*: *S. scaposa*, *S. teresae* (секция *Lavanduloideae*), *S. pusilla*, *S. laevis* (секция *Uliginosae*).

Отдел С. **ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ.**

Тип V. **«Бессезонные» травы.**

Класс 9. **Поликарпические травы с прямостоячими побегами.** *S. polystachya*, *S. coccinea*, *S. farinacea* и др. виды подрода *Calosphace*.

Класс 10. **Поликарпические травы с полегающими побегами.**

Группа 10.1. Стержнекорневые травы, не образующие придаточных корней. *S. angustiarum* (секция *Brandegeia* подрода *Calosphace*); *S. aurita*, *S. runcinata* (секция *Heterosphace*).

Группа 10.2. Травы с ползучими побегами. *S. stolonifera* (секция *Cardinales*), *S. costaricensis* (секция *Blakea*), *S. lachnostachys*, *S. procurrens* (секция *Uliginosae*), *S. scutellarioides*, *S. palaefolia* (секция *Standleyana*) и др. виды подрода *Calosphace*.

Группа 10.3. Травы с клубневидными придаточными корнями. *S. prunelloides* (секция *Uliginosae*).

Тип VI. **«Сезонные» травы.**

Класс 11. **Поликарпические травы.**

Группа 11.1. Стержнекорневые многолетники.

Подгруппа 11.1.1. Безрозеточные травы. *S. nemorosa*, *S. deserta*, *S. jurisicii* и др. виды секции *Plethiosphace*; *S. glutinosa*, *S. nubicola* (секция *Drymosphace*); *S. stenophylla* (секция *Heterosphace*); *S. verticillata* и др. виды секции *Hemisphace*.

Подгруппа 11.1.2. Полурозеточные травы. *S. pratensis*, *S. austriaca*, *S. nutans* и др. виды секции *Plethiosphace*; *S. przewalskii* и др. виды секции *Eurysphace*; *S. forskahlei* (секция *Drymosphace*); *S. taraxacifolia* (секция *Salvia*); *S. pterocalyx*, *S. aristata* (секция *Physosphace*); *S. lilacinocoerulea*, *S. submutica*, *S. trautvetteri* и др. виды секции *Sogdosphace*; виды секций *Homalosphace* и *Macrocalyx*; большинство видов секции *Aethiopis*.

Группа 11.2. Кистекорневые многолетники.

Подгруппа 11.2.1. Безрозеточные травы. *S. japonica* и др. виды секции *Notiosphace*.

Подгруппа 11.2.2. Полурозеточные травы. *S. scapiformis* и др. виды секции *Vernalia*; *S. lyrata* и др. американские виды секции *Heterosphace*.

Группа 11.3. Корнеклубневые многолетники.

Подгруппа 11.3.1. Безрозеточные травы. Виды подрода *Calosphace*: *S. patens*, *S. vitifolia*, *S. mendax* (секция *Blakea*), *S. clinopodioides* (секция *Cucullatae*), *S. oxyphora* (секция *Tuberosae*).

Подгруппа 11.3.2. Полурозеточные травы. *S. miltiorrhiza*, *S. yunnanensis* (секция *Drymosphace*).

Класс 12. **Монокарпические травы.**

Группа 12.1. Стержнекорневые полурозеточные двулетники. *S. aethiopis*, *S. argentea*, *S. sclarea* и др. виды секции *Aethiopis*.

Тип VII. **Однолетние травы.**

Класс 13. **Длительно вегетирующие однолетники.**

Группа 13.1. Однолетние прямостоячие травы.

Подгруппа 13.1.1. Стержнекорневые безрозеточные травы. *S. algeriensis*, *S. mouretii* (секция *Plethiosphace*); *S. tiliaefolia*, *S. hispanica*, *S. reflexa* и др. виды подрода *Calosphace*; *S. plebeja* (секция *Notiosphace*).

Подгруппа 13.1.2. Стержнекорневые полурозеточные травы. *S. viridis* (секция *Horminum*).

Подгруппа 13.1.3. Кистекорневые полурозеточные травы. *S. hayatae* (секция *Vernalia*).

Группа 13.2. Однолетние травы с полегающими и окореняющимися побегами. *S. occidentalis*, *S. misella* (секция *Microsphace*), *S. prostrata*, *S. tenella* (секция *Micranthae*) и др. виды подрода *Calosphace*.

Класс 14. **Эфемеры.**

Группа 14.1. Стержнекорневые полурозеточные травы *S. columbariae* (секция *Pycnosphace*).

Группа 14.2. Стержнекорневые розеточные травы *S. carduacea* (секция *Echinosphace*).

КОММЕНТАРИИ К СИСТЕМЕ

Большинство древесных шалфеев приурочено к Новому Свету (виды подрода *Calosphace* и секции *Audibertia*). Только в американском подроде *Calosphace* имеются **деревья** до 6—8 м выс. — *S. arborescens* Urb. et Ekm., *S. rhinosina* Griseb. var. *arborescens* Griseb., *S. thyrsiflora* Benth., *S. gesneraeflora* Lindl. et Paxton. Часто растения этих видов развиваются как крупные кустарники (Epling, 1939). Представители такой биоморфы имеют узкие ареалы в тропической Америке (острова Карибского бассейна, юг Мексики).

Среди древесных шалфеев преобладают **прямостоячие кустарники**. Их формирование обусловлено структурными особенностями побеговой системы — ранним прекращением моноподиального нарастания главной оси вследствие заложения верхушечного соцветия, акро- или мезоподиальным нарастанием побеговой системы. Согласно данным C. Epling (1939), высота большинства кустарниковых шалфеев не превышает 2 м, лишь некоторые виды достигают 4 м.

Лианоидные кустарники представлены несколькими южноамериканскими видами — *S. acuminata* Ruiz et Pav., *S. intonsa* Epl., *S. scandens* Epl., *S. florida* Benth. (Epling, l. c.). Они относятся к наименее специализированному типу лиан, так называемым **опирающимся лианам**, так как не имеют специальных органов лазания, что подтверждают исследованные нами гербарные образцы *S. acuminata* (MW). В междоузлиях побегов у этого вида имеются зачатки придаточных корней в виде бугорков, что позволяет предполагать для него возможность образования и более специализированной корнелазящей биоморфы, особенно в условиях повышенной влажности.

Полудревесные жизненные формы характерны для значительной части древнесредиземноморских шалфеев, многочисленных американских и ряда южноаф-

риканских видов. Различия между полудревесными биоморфами определяются структурными особенностями побеговых систем, среди которых наиболее значимы: тип скелетного одноосного побега (безрозеточный или полурозеточный), способ ветвления (мезо- или базисимподиальный), соотношение между скелетными и отмирающими участками побегов, относительная мощность резидов.

Полудревесные растения с мезосимподиальным нарастанием, относящиеся к жизненной форме **полукустарника**, представлены как среди древнесредиземноморских шалфеев из секций *Salvia* и *Hymenosphace*, так и среди сонорских видов из подрода *Calosphace* и секции *Audibertia* (например, *S. chamaedryoides* Cav., *S. tricuspidata* Mart. et Gal., *S. carnosa* Dougl. ex Benth., *S. dorrii* (Kell.) Abrams. и др.). Биоморфологические особенности полукустарников в ходе онтогенеза были исследованы нами на примере *S. officinalis* L. и *S. tomentosa* Mill. (секция *Salvia*). Вегетативно-генеративные побеги у этих растений удлиненные, моноциклические или дициклические, очень редко трициклические. Некоторые побеги остаются вегетативными, не успевая вступить в генеративную фазу, так как верхушка отмирает во время зимовки. В надземной осевой системе многолетние участки побегов преобладают над отмирающими после цветения генеративными. Корневая система стержневая или смешанная, с доминированием системы главного корня. Преобладание многолетних вегетативных участков побегов над отмирающими генеративными придает этим растениям сходство с кустарниками и позволяет отнести их к постоянно-скелетной группе биоморф, по терминологии А. П. Хохрякова и М. Т. Мазуренко (1996).

Более 10 видов из секции *Salvia* (*S. suffruticosa* Montb. et Auch., *S. caespitosa* Montb. et Auch., *S. rosifolia* Sm. и близкие к ним виды) имеют жизненную форму **прямостоячих каудексовых полукустарничков** — полурозеточных растений с базисимподиальным нарастанием. Для них характерна сильно ветвящаяся система одревесневших резидов, более коротких, чем у полукустарников (до 7 см дл.). Таким образом, все почки возобновления располагаются только в базальной зоне. Мы относим эти шалфеи к группе пульсирующе-скелетных биоморф (термин Хохрякова и Мазуренко, 1996), так как вместе с соцветиями после плодоношения у них отмирает и значительная часть вегетативных побегов.

Полукустарнички из секций *Eremosphace* и *Sanglakia* обитают в пустынях Азии и Северной Африки. Это невысокие (15—30 см выс.), многократно ветвящиеся растения с системой многолетних одревесневших участков побегов 3—8 см выс. В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) имеются экземпляры *S. aegyptiaca* L. с засыпанными песком базальными частями, что привело к формированию побегов возобновления из выше расположенных почек. В этом случае высота системы резидов достигает 15 см. Генеративные участки побегов длиннее вегетативных, не превышающих по длине 2—5 см. Биоморфу полукустарничков образуют также некоторые шалфеи из секций *Plethiosphace* (*S. lanigera* Poir., *S. pseudojaminiana* Chevall., *S. disermas* L.) и *Aethiopis*, например *S. canescens* C. A. Mey., побегообразование которого детально исследовано А. А. Магомедовым (1972) и Е. С. Каламбет (1981, 1984, 1987).

Наряду с прямостоячими полукустарничками среди шалфеев имеются **полукустарнички с полегающими побегами**; их неутолщенные одревесневшие резиды расположены плагиотропно на поверхности субстрата. К такой биоморфе относятся калифорнийские *S. sonomensis* Greene и *S. spathacea* Greene из секции *Audibertia*, а также ирано-туранский вид *S. multicaulis* Vahl (секция *Hymenosphace*), образцы которых представлены в гербариях LE и MW. У *S. multicaulis* на стелющихся и приподнимающихся до высоты 5—7 см одревесневших резидах формируются придаточные корни. Базальные части резидов более или менее погружены в почву вслед-

ствие контрактильности придаточных корней. Согласно классификации И. В. Борисовой и Т. А. Поповой (1995), *S. multicaulis* — примитивный полукустарничек со стелющимися, укореняющимися в основании побегами.

Наличие в природе переходных форм между полукустарничками и многолетними травянистыми растениями отмечали разные авторы (Сенянинова-Корчагина, 1949; Шалыт, 1955; Борисова, 1960). Для обозначения длиннопобеговых полудревесных растений с базисимподиальным нарастанием Гатцук (1973, 1974) предложила термин **«гербоид»**. Базальные части побегов, состоящие из укороченных чешуеносных метамеров, не втягиваются в субстрат, а остаются надземными. Подобную биоморфу мы выявили у шалфеев из эндемичного среднеазиатского подрода *Macrosphace*. А. М. Махмедов (1984) отнес эти растения к жизненной форме «полукустарника травянистого типа», используя терминологию Н. А. Козловой (1953). Для них характерны крупные, сильно ветвящиеся (до третьего порядка), удлиненные, вегетативно-генеративные полициклические монокарпические побеги. После плодоношения надземные побеги отмирают почти целиком, почки возобновления закладываются только в базальной их части, обычно слегка приподнимающейся над субстратом. Каудекс мощный, одревесневший, большей частью погруженный. Придаточное окоренение незначительное. Таким образом, по особенностям отмирания побегов эти растения приближаются к травянистым: многолетние их части приземные или подземные, а все надземные побеги представляют собой единую синфлоресценцию. Подобные шалфеи относятся к исчезающе-пульсирующей группе биоморф, согласно терминологии Хохрякова и Мазуренко (1996). Проведенный анализ гербарных материалов показал, что многие виды из подрода *Macrosphace* могут развиваться не только как травянистые полукустарники, но и как настоящие многолетние травы, втягивающие в почву базальные метамеры побегов. Так, у некоторых растений *S. schmalhausenii* Regel все почки возобновления закладываются внутри субстрата, а система резидов заглубляется в почву вследствие контрактильности корневой системы (на 4—5 см ежегодно). По признакам габитуса к шалфеям подрода *Macrosphace* близок морфологически обособленный эндемичный вид из Афганистана *S. tetrodonta* Hedge (исследованы образцы в гербариях LE и MW).

Биологически пластичный *S. glutinosa* L. (секция *Drymosphace*) при интродукции в условиях лесостепной зоны Западной Сибири обычно имеет жизненную форму травянистого безрозеточного многолетника, но в отдельные годы после зимовки остаются неотмершими базальные надземные участки побегов с чешуевидными листьями и почками возобновления (Байкова, 1996а), что соответствует биоморфе гербоида. З. М. Исакова (1974), изучившая биологию *S. glutinosa* в условиях естественного произрастания в Крыму, а также при интродукции в Ботаническом саду ТСХА (Москва), характеризует этот вид как высоко специализированный полукустарник, продвинутый по пути геофилизации и приближающийся по ряду эколого-морфологических признаков к травянистым многолетникам. К признакам теплолюбивого полукустарника она относит позднее зацветание, неполную сформированность почек осенью, отсутствие отделительного слоя в черешках, высокое расположение почек возобновления (на высоте 7—10 см над уровнем почвы). Преобладание отмирающей части монокарпического побега над сохраняющейся, геофилизация базальной части побегов возобновления, моноциклический тип развития побегов и наличие почечных чешуй, по мнению Исаковой, сближают *S. glutinosa* с травянистыми многолетниками.

Гербоиды, представленные в нескольких секциях подрода *Calosphace*, различаются по морфологическим особенностям резидов. Среди них имеются вариан-

ты биоморф с **неутолщенными одревесневшими базальными частями побегов** (например, виды из секции *Farinaceae*, *S. helianthemifolia* Benth. из секции *Lavanduloideae*) и с **утолщенными одревесневшими резидами** (так называемый «ксилоподий» у видов секции *Rudes* (Santos, 1996: с. 21)). Последний вариант — результат адаптации к засушливым условиям: утолщение резидов и главного корня способствует сохранению влаги и переживанию пожаров, характерных для саванновых ландшафтов (Santos, 1996).

Наиболее специализированный вариант гербоидов представлен в секциях *Lavanduloideae* (*S. scaposa* Epl., *S. teresae* Fernald) и *Uliginosae* (*S. pusilla* Fernald, *S. laevis* Benth.). Это растения **с сильно утолщенным, одревесневшим, «клубневидным» каудексом** («caudice lignoso tuberoso», по: Epling, 1939: с. 35), от которого отходят тонкие восходящие монокарпические побеги, отмирающие после плодоношения почти до основания. Шалфеи с утолщенным одревесневшим каудексом из американского подрода *Calosphace* часто имеют тонкие полегающие наземные побеги. Таковы, например, образцы *S. oreopola* Fernald и *S. villosa* Fernald из секции *Uliginosae* (LE).

Полегающие побеги характерны и для некоторых гербоидов с неутолщенными резидами — южноафриканских *S. granitica* Hochst., *S. repens* Benth. и *S. tysonii* Skan из секции *Heterosphace* (Hedge, 1974), а также некоторых видов из американского подрода *Calosphace*, в том числе *S. arizonica* A. Gray, *S. assurgens* Kunth, *S. leptophylla* Benth. (образцы в гербариях LE и MW). Биоморфы стелющихся и прямостоячих гербоидов связаны переходными формами. Так, среди гербарных образцов *S. leptophylla* имеются растения 2 морфологических типов: 1) только с прямостоячими побегами, 2) со стелющимися окорененными побегами, несущими восходящие вегетативно-генеративные побеги с соцветиями. Многие прямостоячие полукустарники, полукустарнички и гербоиды из секций *Heterosphace*, *Salvia*, *Hymenosphace*, *Audibertia* и подрода *Calosphace* имеют тенденцию к полеганию оснований побегов. Наряду с прямостоячими у них имеются восходящие побеги возобновления.

Наиболее велико биоморфологическое разнообразие шалфеев в отделе **травянистых растений**, включающем 3 типа — «бессезонные», «сезонные» и однолетние травы.

Значительное число шалфеев из подрода *Calosphace* составляют **«бессезонные» травы** — длиннопобеговые растения до 2 м выс., чрезвычайно изменчивые по степени одревеснения побегов и продолжительности жизненного цикла (Epling, 1939; Каламбет, 1987). Исследованный нами гербарный материал (LE, MW) показал, что большинство из них имеют прямостоячие побеги и корневую систему с преобладанием главного корня. По структурным особенностям осевой системы «бессезонные» травы сходны с полукустарниками, отличаясь лишь слабым одревеснением скелетных осей. Онтогенез, особенности нарастания побеговой системы и ритмы развития таких шалфеев были исследованы нами (Байкова, 1996а, 1997) в интродукционных экспериментах в открытом и защищенном грунте на примере *S. coccinea* Etl., *S. spendens* Sellow ex Roem. et Schultes и *S. farinacea* Benth. В открытом грунте все 3 вида не зимуют и к концу вегетационного периода достигают фазы плодоношения; ветвление у *S. coccinea* и *S. splendens* преимущественно мезотонное, у *S. farinacea* — базитонное. В защищенном грунте растения в течение 3—4 лет возобновлялись мезо- и акросимподиально, формируя полностью надсубстратную побеговую систему. Корневая система в условиях интродукции стержневая или смешанная (стержне-кистекорневая), с преобладающим значением главного корня. Придаточные корни могут образовываться во всех вегетативных метамерах побеговой системы (при полегании побегов, их пригибании к почве или

черенковании). Однако обыкновенно побеги у этих видов ортотропные, поэтому придаточные корни образуются лишь в самых нижних, приземных, метамерах.

У многих травянистых шалфеев из подрода *Calosphace* побеги полегают в основании. Лишь у некоторых видов, например у мексиканского *S. angustiarum* Epl., полегание побегов не сопровождается образованием в базальных узлах стеблеродных придаточных корней.

Среди шалфеев с окореняющимися побегами наблюдается ряд переходов от прямостоячих растений до форм с побегами, полегающими на большей своей части. К последним относятся **ползучие растения**: центральноамериканские *S. stolonifera* Benth. и *S. costariensis* Oersted, а также южнобразильские *S. lachnostachys* Benth. и *S. procurrens* Benth. (образцы в гербариях LE и MW). Тонкие неветвящиеся побеги *S. stolonifera* с удлиненными междоузлиями полегают и окореняются почти по всей длине. Травянистые шалфеи с полегающими и окореняющимися при соприкосновении с почвой побегами — *S. carnea* Kunth, *S. scutellarioides* Kunth, *S. palifolia* Kunth, *S. saggitata* Ruiz et Pav. — часто обитают в условиях высокой увлажненности (Wood, Harley, 1989).

Полегающие побеги шалфеев не являются плагиотропными в строгом смысле. На начальных этапах они развиваются как ортотропные и впоследствии пригибаются к почве под собственной тяжестью. Процесс постепенного полегания и окоренения побегов мы наблюдали у *S. coccinea*. Обыкновенно его побеги ортотропные (апогеотропные или клиноапогеотропные), но при выращивании в условиях защищенного грунта у мощных экземпляров 2-го года главный и крупные боковые побеги часто изгибаются в основании. Придаточные корни в наклоненных участках побегов развиваются особенно интенсивно, притягивая их к почве. Подобный экземпляр *S. coccinea* мы видели и среди гербарных образцов (LE): базальный участок одного из побегов, расположенный почти горизонтально, несет многочисленные придаточные корни и погружен в почву на глубину до 1 см.

Полегающие основания побегов тропических шалфеев по особенностям морфогенеза сходны с эпигеогенными корневищами травянистых многолетников умеренной зоны, однако они не выполняют запасающей функции, формируют нормально развитые, а не чешуевидные листья и находятся обычно на поверхности почвы или лишь слегка погружены. Наиболее близки они к надземным столонам. Однако в отличие от эпигеогенных корневищ и надземных столонов полегающие части побегов тропических трав представляются нам менее специализированными. Их образование обусловлено полеганием побегов под собственной тяжестью и не связано с адаптацией к защите почек возобновления, как у растений умеренной зоны, а зачастую — и с вегетативным размножением. Они имеются у разных биоморф, от полукустарников и гербоидов до однолетников.

Среди **«сезонных» травянистых шалфеев** преобладают **поликарпики**, а среди последних — стержнекорневые многолетники. Кистекорневых многолетников значительно меньше, корнеклубневые многолетники представлены единичными видами.

Основную часть травянистых поликарпических шалфеев составляют **полурозеточные стержнекорневые многолетники**. Эту биоморфу имеют многие евразийские шалфеи из секций *Plethiosphace*, *Eurysphace* и *Drymosphace*, в том числе — значительная часть интродуцированных нами видов (Байкова, 1996а). Их побеги остаются розеточными до наступления генеративного периода. Розетка сохраняется во время цветения и после отмирания соцветия. Укорочены базальные метамеры не только главной оси, но и побегов возобновления. Главный корень мощный, слабо ветвящийся, с ярко выраженной контрактильностью, придаточные корни обычно не обра-

зуются. Репродуктивная дифференциация апекса начинается еще в розеточной фазе развития побега, а растяжение междоузлий соцветия происходит после формирования зачатков репродуктивных структур. Таким образом, каждая синфлоресценция развивается как единое брактеозное соцветие, а зона торможения редуцирована.

Ряд видов из секции *Plethiosphace* (в том числе *S. nemorosa* L., *S. deserta* Schang., *S. tesquicola* Klok., *S. dumetorum* Andrz., *S. amplexicaulis* Lam., *S. jurisicii* Kos.) в генеративном периоде онтогенеза имеют **безрозеточную стержнекорневую биоморфу**. Нами установлено, что розеточная фаза у этих шалфеев приурочена лишь к первой половине прегенеративного периода онтогенеза (проростки, ювенильные и имматурные растения). Укорочены 3—5 базальных метамеров главного побега с рано отмирающими листьями, поэтому у генеративных растений розетка обычно не сохраняется. Боковые силлептические побеги удлиненные. Побеги возобновления ортотропные, их подземные вертикальные участки невелики, на них часто развиваются немногочисленные придаточные корни. Куст у средневозрастных генеративных растений плотный, с большим числом побегов, не образует пространственно разделенных партикул, однако при выкапывании легко распадается на фрагменты вследствие некроза тканей главного корня. Заложение генеративных структур на апексе начинается непосредственно в год цветения, после формирования удлиненных метамеров побега. Синфлоресценции несут по нескольку паракладиев, которые имеют префлоральный вегетативный участок, т. е. относятся к типу вегетативно-генеративных. Парциальные соцветия — тирсы, обыкновенно длительно нарастающие, с многочисленными цимоидами.

Бóльшая часть **кистекорневых** поликарпических шалфеев приурочена к территориям с субтропическим гумидным климатом в Восточной Азии (виды из секций *Vernalia* и *Notiosphace*, в том числе *S. scapiformis* Hance и *S. japonica* Thunb.) и на юго-востоке США (*S. lyrata* L. и близкие к нему виды из секции *Heterosphace*). У генеративных растений этих видов корневая система представлена только придаточными корнями. Побеги у них полурозеточные или безрозеточные. Базальная многолетняя часть — симподий до 7 см дл., вертикальный или косой, состоящий из 2—3 резидов. Восточноазиатские кистекорневые виды шалфеев могут развиваться как длительно вегетирующие однолетники.

В аридных условиях Мексиканского нагорья сформировалась специализированная биоморфа с веретеновидными мясистыми придаточными корнями — **корнеклубневые многолетники**. Такую жизненную форму имеют виды секции *Blakea* подрода *Calosphace* — *S. patens* Cav., *S. vitifolia* Benth. и *S. mendax* Epl. (Epling, 1939). Так, у *S. patens*, исследованного нами в условиях интродукции, мясистые веретеновидные придаточные корни до 2 см в диам. и 14 см дл. формируются в основании главного побега уже в первый год жизни, а главный корень остается тонким, рано прекращает рост и отмирает к концу первого года. В ходе онтогенеза основания побегов возобновления утолщаются, на них закладываются почки возобновления и образуются новые мясистые придаточные корни. Другой клубненосный вид с Мексиканского нагорья — *S. clinopodioides* Kunth из секции *Cucullatae* подрода *Calosphace*. Это травянистое растение с хорошо развитым главным корнем и многочисленными придаточными корнями, формирующимися в основании главного побега. На гербарных образцах (LE) диаметр клубневидных придаточных корней достигает 1.5 см. Утолщенные и клубневидные корни отмечены также у некоторых других многолетних трав и гербоидов из подрода *Calosphace*: *S. oxyphora* Briq., *S. prunelloides* Kunth, *S. forreri* Greene, *S. urticifolia* L. (Epling, 1939). Среди восточноазиатских многолетних трав корнеклубневую биоморфу имеют *S. miltiorrhiza* Bunge и *S. yunnanensis* C. H. Wright из секции *Drymosphace* (Li, Hedge, 1994).

Корневая система исследованных нами образцов *S. miltiorrhiza* (LE) состоит из мясистых придаточных корней красного цвета до 7 мм в диам. и 6 см дл.

В полиморфном роде *Salvia* число монокарников невелико, несмотря на широкий диапазон условий среды обитания. Жизненную форму **двулетних монокарпиков** образуют некоторые шалфеи из секции *Aethiopis*. Их онтогенез изучен нами на примере *S. aethiops* L., *S. argentea* L. и *S. sclarea* L. В естественных условиях эти виды могут развиваться и как травянистые поликарники, и как двулетние монокарпики (Победимова, 1954; Hedge, 1972, 1974, 1981, 1982; Каламбет, 1985), а при интродукции в лесостепи Западной Сибири — только как двулетние монокарпики. Это полурозеточные стержнекорневые травы с крупными соцветиями, разветвленными до 2—4 порядков. Прегенеративный период длительный, его продолжительность наибольшая среди всех травянистых биоморф шалфеев (Байкова, 1996а). В этот период базальная зона главного побега и главный корень утолщаются и паренхиматизируются в результате первичного медуллярного разрастания сердцевины главного побега и мощного развития ксилемной паренхимы корня. Обычно зацветает лишь главный побег, а функция возобновления ослаблена: пазушные почки базальной зоны остаются в покое и в дальнейшем отмирают. Синфлоресценции крупные, многоцветковые. Их осевая система многократно силлептически ветвится: образуются паракладии 3—4 порядков.

Основным центром формирования однолетних биоморф многие исследователи считают Древнее Средиземье (Краснов, 1899; Невский, 1937; Овчинников, 1940; Ильин, 1946; Культиасов, 1946; Тахтаджян, 1946; Попов, 1963). Однако среди многочисленных шалфеев древнесредиземноморского происхождения всего 3 вида (из секций *Horminum* и *Plethiosphace*) имеют жизненную форму однолетника. Около 15 видов однолетних шалфеев распространены в Восточной Азии (секции *Notiosphace* и *Eurysphace*), около 45 видов — в Центральной и Южной Америке (подрод *Calosphace*).

Подавляющее большинство однолетних травянистых шалфеев представлено **длительно вегетирующими** растениями. Продолжительность их жизни в естественных ценозах не лимитируется неблагоприятными климатическими факторами; становление этой жизненной формы обусловлено лишь ускорением онтогенеза и более ранним переходом к репродукции. По морфологическим признакам большинство однолетних шалфеев относится к **стержнекорневым травам с прямостоячими безрозеточными побегами**. Их биоморфологические особенности мы исследовали на примере *S. tiliaefolia* Vahl, *S. hispanica* L. и *S. reflexa* Hornem. из подрода *Calosphace*. При выращивании в оранжереях эти виды проходят полный онтогенез за 10—12 мес. Они имеют надсубстратную побеговую систему, нарастающую мезо- или акросимподиально, сходную по структуре с биоморфой травянистых фанерофитов. Однако в отличие от последних у однолетних шалфеев число осей второго порядка увеличено, так как практически все почки главной оси, в том числе и в базальной части, развиваются в цветоносные боковые побеги. Усиление ветвления обусловило формирование большого числа соцветий и интенсивное плодоношение (Байкова, 1996а). Сходную структуру побеговой системы имеют 2 близкородственных североафриканских однолетних вида из секции *Plethiosphace* — *S. algeriensis* Desf. и *S. mouretii* Battandier et Pitard (Hedge, 1974).

Среди восточноазиатских шалфеев жизненную форму длительно вегетирующих однолетников имеют 3 вида из секции *Eurysphace* и 14 видов из секций *Nothiosphace* и *Vernalia* (Li, Hedge, 1994). Продолжительность онтогенеза большинства видов лабильна: они могут развиваться как однолетники или двулетники, значительно реже — как травянистые многолетники (Победимова, 1954; Zoku, 1965; Li, Hedge, 1994). В литературе отмечено, что у однолетних биоморф *S. plebeja* и

S. japonica Thunb. побеговая система обыкновенно безрозеточная, у двулетних — полурозеточная. Структура осевой системы *S. plebeja*, исследованная нами на гербарном материале (LE, MW), аналогична рассмотренной выше у однолетников из подрода *Calosphace*. Характерно формирование многочисленных побегов второго порядка, заканчивающихся, как и главная ось, многоцветковыми простыми тирсами. Ветвление преимущественно мезотонное. Зона обогащения составляет основную часть главного побега, зона торможения, напротив, невелика.

Пример **стержнекорневых трав с полурозеточными побегами** — *S. viridis* L. из секции *Horminum*. Этот вид был исследован нами не только на гербарном материале, но и в интродукционном эксперименте. От рассмотренных выше однолетников с безрозеточными побегами отличается базитонным ветвлением побеговой системы. В базальной части побегов вблизи поверхности почвы часто формируются придаточные корни. Интенсивное ветвление побеговой системы и длительный период вегетирования обеспечивают образование большого числа соцветий на растении (до 40) и высокую семенную продуктивность (Байкова, 1996а). Для *S. viridis* характерен вторичный постфлоральный рост апекса побегов.

Некоторые длительно вегетирующие однолетники из подрода *Calosphace* образуют, подобно «бессезонным» многолетним травам, биоморфу с **полегающими и укореняющимися побегами**. Таковы образцы *S. occidentalis* Sw. и *S. misella* Kunth (LE, MW) из секции *Microsphace* Benth. Это растения с тонкими, длиннометамерными надземными побегами. Базальные участки побегов до 20 см дл., с многочисленными придаточными корнями, лежат на поверхности субстрата. Система главного корня у взрослых растений отмирает.

К **эфемерам** среди шалфеев относятся лишь 2 морфологически обособленных вида из мадреанских секций *Pycnosphace* и *Echinosphace* — *S. columbariae* Benth. и *S. carduacea*. В естественных условиях они обитают в зарослях ксерофитных кустарников или на открытых, часто нарушенных, местах, на каменистых или песчаных почвах, в районах с недостаточным увлажнением и резкими перепадами сезонных и суточных температур (Munz, Keck, 1973). Эти шалфеи являются так называемыми «зимними однолетниками», зацветающими вскоре после периода дождей и впоследствии быстро исчезающими (Epling, 1938). Оба вида были исследованы нами в условиях интродукционного эксперимента.

S. columbariae — **стержнекорневое полурозеточное однолетнее растение**, у которого укорочено лишь несколько базальных междоузлий. Побеги ветвятся базитонно или мезотонно. Главный корень тонкий, обладает слабой контрактильностью. Соцветие — так называемый «головковидный» тирс, все междоузлия которого укорочены, реже — прерывистый тирс из 2—3 «головок». Облик *S. columbariae* в значительной степени зависит от условий обитания. Экземпляры, выращенные в условиях недостаточного освещения и/или избыточного увлажнения, имели полегающие и укореняющиеся побеги с удлиненными междоузлиями. *S. carduacea* — **розеточное** растение, неветвящееся или с 1—2 базальными боковыми побегами. Корневая система стержневая, с мощным главным корнем и несколькими боковыми корнями, значительно уступающими по размерам главному. Ярко выражена геофилия, обусловленная контрактильностью главного корня и гипокотиля. Придаточных корней не образуется. Все междоузлия вегетативной части побега укорочены. Соцветие — головковидный тирс с укороченными осями, подобный *S. columbariae*. Междоузлие, расположенное непосредственно под соцветием, в несколько раз превышает по длине все остальные междоузлия побега и гомологично цветоносу. Исходя из этого побеги *S. carduacea* можно рассматривать как розеточные в отличие от полурозеточных побегов остальных розеткообразующих шалфеев.

Заключение

Анализ жизненных форм шалфеев показывает, что некоторые биоморфологические признаки новторяются в различных типах жизненных форм. Например, биоморфы с полегающими побегами представлены среди кустарников, гербоидов, многолетних «бессезонных» и однолетних трав. Кистекорневые травы — среди «сезонных многолетников и длительно вегетирующих однолетников. Растения с клубневидными придаточиыми корнями — среди многолетних «сезонных», «бессезониых» трав и гербоидов. Полурозеточные побеги имеются у поликарпических и монокарпических «сезонных» трав, а у однолетних шалфеев — как среди длительно вегетирующих, так и среди эфемеров.

Подобные параллельные сходства являются следстаием единых, генетически обусловленных, возможностей структурных преобразований в естественном роде *Salvia* и отражают общие тенденции адаптивной эволюции органов и структур шалфеев (утолщение придаточных корней, укорочение базальных междоузлий побегов, полегание и окоренение побегов и др.). Указанные тенденции морфологических преобразований можно трактовать как рефрены, согласно терминологии С. В. Мейена (1977, 1978). Таким образом, биоморфологическое разнообразие шалфеев отражает стилистическую природу признаков жизненных форм, рассматриваемую как проявление параллельной изменчивости организмов в определенных условиях их существования (Любарский, 1992, 1996).

Биоморфологическая система рода Salvia представляет собой результат взаимодействия нескольких эволюционных векторов, обусловливающих то или иное состояние основных биоморфологических признаков. Среди них мы считаем наиболее существенными: 1) способность к одревеснению стеблей; 2) способность к полеганию побегов; 3) длительность жизни особи. По первому параметру среди шалфеев крайние положения занимают травы и древесные жизненные формы; между ними имеются переходы, особенно разнообразные среди полукустарников и полукустарничков. По второму параметру наблюдаются переходы от прямостоячих до стелющихся растений в рядах биоморф различных типов. Третий вектор характеризует направление от многолетних форм через длительно вегетирующие однолетники к эфемерам. Эволюционные тенденции укорочения базальных междоузлий стеблей и утолщения придаточных корней имеют более частное значение, так как не охватывают всего биоморфологического спектра рода (первая касается только «сезонных» трав и полукустарников, вторая — также гербоидов и «бессезонных» трав).

Наиболее лабильны в роде шалфей фанерофиты — все 3 основных параметра варьируют у них в широком диапазоне (одревеснение — от настоящих древесных до травянистых форм, пространственная ориентация побегов — от прямостоячих до иолегающих, длительиость жизни особей — от многолетних растений до малолетников). Наиболее стабильна у шалфеев жизненная форма гемикриптофита. Однако у некоторых видов она варьирует по степени одревеснения базальных частей осевой системы и/или по продолжительности жизни (переход к малолетности и двулетности у монокарпических форм).

Лабильность морфологических признаков приводит к изменению жизненной формы некоторых видов рода *Salvia* при интродукции в лесостепи Западной Сибири. Для большинства многолетних травянистых шалфеев при интродукции характерны более раннее созревание и переход к репродукции в более раннем возрасте в сочетании с общим сокращением длительности жизни. Значительно реже проявляется тенденция к превращению прямостоячих биоморф в стелющиеся и ползучие. Обычно она относится не к растению в целом, а лишь к отдельным системам побегов.

В заключение необходимо подчеркнуть, что разработанная система жизненных форм рода *Salvia* не является универсальной. Однако лежащие в ее основе принципы и подходы могут быть использованы для построения биоморфологических систем других крупных родов и семейств. Чем ближе исследуемый таксон к роду *Salvia* по комплексу признаков, включая тип ареала, условия обитания, морфологическое разнообразие, тем большим будет сходство в конкретных разделах классификации и вариантах биоморф.

Благодарности

Выражаю глубокую признательность Р. В. Камелину за ценные советы и критические замечания, Р. А. Мастинской и Р. Я. Пленник — за всестороннее и плодотворное обсуждение результатов, практическую помощь и моральную поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байкова Е. В. Биоморфология шалфеев при интродукции в Западной Сибири. Новосибирск, 1996а. 118 с.

Байкова Е. В. Строение соцветий некоторых видов шалфея в связи с их биоморфологией // Бюл. Главн. бот. сада. 1996б. Вып. 173. С. 90—99.

Байкова Е. В. Интродукция некоторых видов шалфея в Центральном сибирском ботаническом саду // Бюл. Главн. бот. сада. 1997. Вып. 174. С. 14—24.

Байкова Е. В. Исследование жизненных форм и архитектурных моделей в роде *Salvia* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 9. С. 28—38.

Байкова Е. В. Строение и развитие корневых систем некоторых шалфеев в связи с их жизненными формами // Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 1. С. 27—34.

Байкова Е. В. Структурные особенности соцветий в роде *Salvia* (*Lamiaceae*) // Раст. ресурсы. 2004. Т. 40. Вып. 4. С. 1—18.

Байкова Е. В. Закономерности морфологической эволюции шалфеев (*Salvia*, *Lamiaceae*): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2005а. 36 с.

Байкова Е. В. Интродукционный эксперимент как основа сравнительно-морфологических исследований представителей рода *Salvia* // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов: Матер. Межд. конф. М., 2005б. С. 43—46.

Борисова И. В. Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 1. С. 19—33.

Борисова И. В., Попова Т. А. Жизненные формы многолетних растений в ксерофильных редколесьях // Листопадные ксерофильные леса, редколесья, кустарники. Тр. БИН РАН. СПб., 1995. Вып. 17. С. 64—81.

Гатцук Л. Е. О внешней структуре «полудревесных растений» и возможных принципах их разграничения // Тез. докл. 5-го делегат. съезда ВБО. Киев, 1973. С. 118—119.

Гатцук Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 3. С. 84—100.

Гатцук Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 55—130.

Ильин М. М. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. С. 197—256.

Исакова З. М. Морфогенез двух полукустарниковых видов рода *Salvia* L. — шалфей // Докл. ТСХА. М., 1974. Вып. 199. С. 111—117.

Каламбет Е. С. О периодичности роста побегов у некоторых видов рода *Salvia* L. семейства *Labiatae* // Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 1. С. 74—87.

Каламбет Е. С. Особенности строения почек и побегообразование некоторых видов *Salvia* L. (семейство *Lamiaceae*) // Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 3. С. 100—114.

Каламбет Е. С. Морфогенез и жизненный цикл шалфея эфиопского // Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 5. С. 90—102.

Каламбет Е. С. Сравнительный морфогенез видов рода Шалфей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 16 с.

Козлова Н. А. Анатомо-экологическая характеристика полукустарников Восточного Крыма // Бот. журн. 1953. Т. 38. № 4. С. 497—512.

Краснов А. Н. География растений. Харьков, 1899. 499 с.

Культиасов М. В. Этюды по формированию растительного покрова жарких пустынь и степей Средней Азии // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. С. 257—282.

Любарский Г. Ю. Биостилистика и проблема классификации жизненных форм // Журн. общ. биол. 1992. Т. 53. № 5. С. 649—661.

Любарский Г. Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М., 1996. 436 с.

Магомедов А. А. О побегообразовании *Salvia canescens* C. A. M. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 2. С. 230—233.

Махмедов А. М. Шалфеи Средней Азии и Казахстана: систематика, география и рациональное использование. Ташкент, 1984. 112 с.

Мейен С. В. Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев, 1977. С. 26—33.

Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 495—508.

Невский С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. М.; Л., 1937. Вып. 4. С. 199—346.

Овчинников П. Н. К истории растительности юга Средней Азии // Сов. ботаника. 1940. № 3. С. 23—48.

Победимова Е. Г. *Salvia* L. / Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 21. С. 244—363.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 136 с.

Сенянинова-Корчагина М. В. К вопросу о классификации жизненных форм // Уч. зап. Лен. гос. ун-та. Сер. географич., 1949. Вып. 5.

Серебряков И. Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 71—91.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 377 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—208.

Тахтаджян А. Л. К истории развития растительности Армении // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. Ереван, 1946. Т. 4. С. 51—107.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Генеративизация как один из путей эволюции высших растений // Матер. IX Моск. совещ. по филог. раст. М., 1996. С. 148—151.

Шалыт М. С. Система жизненных форм степных растений // Уч. зап. Тадж. гос. ун-та. 1955. Т. 6. Вып. 1. С. 47—55.

Шафранова Л. М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 1. С. 72—88.

Шулькина Т. В. Биоморфологический анализ семейства *Campanulaceae* Juss. s. str.: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1983. 39 с.

Epling C. The californian salvias. A review of *Salvia*, section *Audibertia* // Ann. Missouri Bot. gard. 1938. Vol. 25. P. 95—152.

Epling C. A revision of *Salvia*, subgenus *Calosphace* // Fed. rep. beich. 1939. Vol. 110. P. 1—383, 79 maps, 98 tab.

Hedge I. C. *Salvia* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 188—192.

Hedge I. C. A revision of *Salvia* in Africa including Madagascar and the Canary Islands // Notes Roy. bot. gard. Edinb. 1974. Vol. 33. N 1. P. 1—121.

Hedge I. C. *Salvia* L. // Flora Iranica. Graz, 1981. P. 403—476.

Hedge I. C. *Salvia* L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1982. Vol. 7. P. 400—461.

Li Xi-wen, Hedge I. C. *Salvia* L. // Flora of China. Beijing—St. Louis, 1994. Vol. 17. P. 195—222.

Mabberley D. J. The plant-book: A portable dictionary of the higher plants. Cambridge, 1987. 707 p.

Munz P. A., Keck D. D. *Salvia* L. // Californian flora. Berkley—Los Angeles—London, 1973. P. 701—706.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.

Santos E. P., dos. Revision de la section *Rudes* (Benth.) Epling du genre *Salvia* L., sous-genre *Calosphace* (Benth.) Benth. (*Labiatae*) // Candollea. 1996. Vol. 51. N 1. P. 19—57.

Wood J. R. I., Harley R. M. The genus *Salvia* (*Labiatae*) in Columbia // Kew Bull. 1989. Vol. 44. N 2. P. 211—278.

Zoku A. *Salvia* L. // Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. P. 777—778.

SUMMARY

A hierarchical classification of life forms in the genus *Salvia* (*Lamiaceae*) is submitted. The types of «seasonal», «unseasonal» and annual herbs are distinguished within herbal plants. Semiarboreous salvias are subdivided into two types: semishrubs and herboids.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.33 (571.66)

© В. А. Бакалин

ПЕЧЕНОЧНИКИ КРОНОЦКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ПОЛУОСТРОВ КАМЧАТКА)

V. A. BAKALIN. LIWERWORTS OF KRONOTSKY STATE NATURE RESERVE (KAMCHATKA PENINSULA)

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Лаборатория низших растений
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
Поступила 20.01.2005
Окончательный вариант получен 17.11.2005

Составлен список печеночников Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника, включающий 58 видов, 38 из которых приводятся для его территории впервые. 2 вида — *Schistochilopsis laxa* (Lindb.) Konstantinova и *Cephaloziella grimsulana* (J. B. Jack ex Gottsche et Rabenh.) Lacout. выявлены впервые для п-ова Камчатка.
Ключевые слова: печеночники, *Hepaticae*, заповедники, Кроноцкий заповедник, Камчатка.

По таксономическому разнообразию флоры печеночников Камчатка является одним из самых богатых регионов в России. В настоящее время с учетом неопубликованных данных для ее территории известно не менее 180 видов (не включая Командорские острова, традиционно рассматриваемые как «островная Камчатка») (Потемкин, Бакалин, 2004). Велико также своеобразие флоры полуострова. Здесь было выявлено впервые для России не менее 10 видов, включая новые находки для Евразии: *Plectocolea obscura* (Evans) Evans (=*Jungermannia evansii* Vana) и *Schofieldia monticola* Godfrey (Потемкин, 2003; Бакалин, 2005), а также ряд таксонов дизъюнктивного восточноазиатского распространения, общих с Японией и другими островами западной окраины Тихого океана.

Краткий очерк истории исследования печеночников Камчатки и их предварительный список были опубликованы относительно недавно (Bakalin, 2003), однако к настоящему времени он уже устарел, а история исследования значительно расширилась. За последние 2 года вышел из печати ряд статей (Потемкин, 2003; Чернядьева, Потемкин, 2003; Константинова и др., 2004; Бакалин, 2004а; Потемкин, Бакалин, 2004, и др.) с описанием новых для Камчатки видов. 11 таксонов было издано в недавно основанном продолжающемся издании *Hepaticae* Rossicae Exsiccatae (Bakalin, Konstantinova, 2003, 2004), включая такие редкие для России виды, как *Calypogeia fissa* (L.) Raddi, *Conocephalum japonicum* (Thunb.) Grolle, *Cephalozia pachycaulis* R. M. Schust., *Gymnomitrion pacificum* Grolle и др.

Необходимо отметить, что при наличии вполне достоверных сведений о таксономическом богатстве Камчатки как региона в целом распространение видов по территории полуострова изучено все еще крайне недостаточно. Так, очень мало имеется данных о северных районах (севернее 57° с. ш.), западно-камчатских тундрах и восточных частях полуострова (восточнее долины р. Камчатка). Этот пробел только начинает заполняться. В связи со сказанным представляет интерес ин-

формация о печеночниках Кроноцкого государственного биосферного заповедника.

Заповедник охватывает Кроноцкий п-ов и прилежащие участки Восточного Камчатского хр. между 54°15′—55°15′ с. ш. и 159°40′—162°10′ в. д. и занимает площадь немногим более 10 000 км². Сведения о печеночниках заповедника практически отсутствуют. В ряде геоботанических работ (Растительность..., 1994) упоминаются лишь самые обычные таксоны, такие как *Ptilidium pulcherrimum* и др., нахождение которых на этой территории можно было уверенно предполагать еще до начала исследований. Единственным бриологом, проводившим сборы печеночников в заповеднике, была Л. С. Благодатских, занимающаяся мхами и не собиравшая их специально. Результаты определения этой коллекции печеночников были опубликованы в соавторстве с чешским гепатикологом Й. Дудой (Благодатских, Дуда, 2001) в работе, не ограниченной пределами охраняемой территории. Из перечисленных в статье 22 видов 20 указываются для территории заповедника, включая новый для России вид — *Solenostoma fusiforme* (Steph.) R. M. Schust. Этим перечнем до настоящего времени и ограничивались все сведения о печеночниках заповедника.

В настоящее время исследование мохообразных заповедника практически невозможно из-за удаленности и труднодоступности, а также политики руководства заповедника, направленной на привлечение прибыльного организованного туризма на свою территорию и не приветствующего проведение научных мероприятий. К счастью, в распоряжении автора оказалась коллекция печеночников, собранная в конце 1970-х годов геоботаническим отрядом Санкт-Петербургского государственного университета и в 1970—1980-х годах лихенологом БПИ ДВО РАН А. Г. Микулиным. В настоящее время вся эта коллекция хранится в Гербарии Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA) и насчитывает около 300 образцов. Геоботанической экспедицией СПбГУ изучались преимущественно сообщества лесных экосистем (лиственничники), а А. Г. Микулиным — горные тундры.

Коллекция не охватывает всего спектра сообществ, представленных в заповеднике, места сбора не покрывают равномерно его территорию, и надо учитывать, что сбор материала проводился не специалистами-бриологами. Таким образом, изученная коллекция не отражает полностью состав флоры печеночников заповедника, однако позволяет составить некоторое представление о ее таксономическом разнообразии. К сожалению, этикетки зачастую были снабжены очень скудными сведениями о микроэкологических условиях произрастания видов. В тех случаях, где они не указаны, но можно было уверенно их предполагать, в списке делается соответствующее указание, заключенное в квадратные скобки.

Всего в изученной коллекции выявлено 48 видов печеночников, из которых 38 являются новыми для заповедника. Таким образом, в настоящее время список гепатикофлоры включает 58 видов. 2 таксона — *Schistochilopsis laxa* и *Cephaloziella grimsulana* приводятся впервые для п-ова Камчатка. Из них *S. laxa* обнаружен во второй раз в азиатской части России; ранее был известен из Станового Нагорья (Бакалин, 2004б). Находка *C. grimsulana* — одна из самых южных в мире.

2 вида — *Kurzia makinoana* и *Peltolepis quadrata* предложены к включению в первое издание Красной книги Камчатской обл. в категории уязвимых видов. *K. makinoana* известна в России только из Камчатской обл. и с Курильских островов (Потемкин, 2003). Во всех известных местонахождениях этот вид был собран в небольших количествах. *P. quadrata* распространен главным образом на севере бореальной области, не южнее 64° с. ш. В единичных случаях по горным цепям вид продвигается довольно далеко на юг, до 44° с. ш. (Япония) (Шляков, 1982). По-ви-

димому, географическая связь японских популяций этого вида с северными берингийскими осуществлялась через горы п-ова Камчатка, являющиеся средним звеном этой цепи. Так, на Камчатке вид известен из двух точек в восточной ее части: Пиначевский хр. (Bakalin, 2003) и выявлен автором на Ушковском вулкане. Находка вида в Кроноцком заповеднике занимает промежуточное положение между ранее известными местонахождениями. В других горных районах Камчатки, несмотря на епециальные поиски, вид не был обнаружен. По-видимому, на территории полуострова его распространение связано с районами активного вулканизма, однако причины этого пока неясны.

Общее количество известных для Кроноцкого заповедника видов, исходя из данных по другим горным районам Камчатки, составляет, по-видимому, не более 60 % от истинного. Так, ие выявлен ряд обычных для Камчатки видов, таких как *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort. и др. В настоящий момент можно констатировать характерное для всех локальных флор Камчатки относительно высокое таксономическое разиообразие *Jungermanniaceae*, в данном случае насчитывающее одинаковое число видов со *Scapaniaceae* (по 8). Этот признак отличает флору Камчатки от других локальных флор севера Голарктики. Наличие проявлений активного вулканизма на территории заповедника выражается в присутствии двух специфичных для молодых пирокластических отложений видов: *Plectocolea vulcanicola* и *Solenostoma fusiforme*. Также во флоре присутствует ряд видов притихоокеанского распространения (*Macrodiplophyllum plicatum*, *Jungermannia exertifolia* s. str. и др.) — черта, характерная для большинства локальных флор российского Дальнего Востока.

Конспект видов

Семейства в списке расположены в систематическом порядке, принятом в работе Н. А. Константиновой с соавт. (Konstantinova et al., 1992), за исключением того, что в качестве самостоятельного таксона рассматривается сем. *Lophoziaceae*. Роды внутри семейств размещены по алфавиту. Номенклатура и трактовка видов в общих чертах соответствуют принятой в той же работе с новейшими изменениями, изложенными мною ранее (Bakalin, 2003). После названия вида указывается географическое положение, даты сбора и коллекторы, экологические условия произрастания таксонов. В тех случаях, где коллектор и/или дата сбора не были указаны на этикетке, в списке поставлен вопросительный знак. Виды, указанные ранее для заповедника Благодатских и Дудой (2001) и не обнаруженные нами, даны в списке в квадратных скобках со ссылкой на литературный источник. Коллекторы указываются полностью, кроме следующих сокращений: АМ — А. Г. Микулин, ВН — В. Ю. Нешатаева, ЮН — Ю. Н. Нешатаев, ВХ — В. Н. Храмцов. Указывается наличие в образцах растений с органами размножения.

Pelliaceae

[*Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dumort. — Долина гейзеров, Долина смерти (Благодатских, Дуда, 2001)].

P. neesiana (Gottsche) Limpr. — Ксудач, 12 VII 1994, В. В. Якубов; р. Тюшевка, VIII 1981, АМ; побережье моря, VIII 1981, АМ; Долина гейзеров, 23 VIII 1974, Т. Н. Перова; кальдера вулкана Узон, 9 IX 1975, ВН. Сырые скалы и камни в зарослях ольховника, влажные берега ручьев и приморские скалы.

Allisoniaceae

[*Calycularia laxa* Lindb. et Arnell. — Долина гейзеров (Благодатских, Дуда, 2001)].

Blasiaceae

Blasia pusilla L. — Р. Лиственничная, 1977, ?; Чажминское лесничество, 1977, ВН. [Влажная почва] в пойменном лесу, русло ручья в ивняке.

Antheliaceae

Anthelia juratzkana (Limpr.) Trevis. — Кроноцкий п-ов, хр. Проходимый, 1979, АМ; Кроноцкий мыс, ручей Водопадный, 1979, АМ; Кроноцкий мыс, г. Опасная, 1977, АМ; г. Росомашья, р. Большая Гажма, 14 VII 1981, АМ; вулканический массив Большой Семячик, вулкан Попова, 31 VII 1985, АМ. Скалы, берега ручьев в тундровом, стланиковом поясах и по берегу моря. В одном образце встречены растения с периантиями и спорогонами.

Lophoziaceae

Barbilophozia barbata (Schmid. ex Schreb.) Loeske. — Гамченский дол, вулкан Гамчен, 30 VII 1978, Ю. И. Иванов; р. Тюшевка, Большие Тюшевские горячие ключи, 18 IX 1977, ЮН; бассейн р. Богачевка, берег р. Двухлагерной, 9 VII 1978, ВХ. Термальные поля, почва в белоберезняке, моховая тундра.

B. hatcheri (Evans) Loeske. — Вулкан Ксудач, 10 VIII 1994, В. В. Якубов; р. Богачевка, 12 VII 1978, ВН; Железнодорожное плато, 12 VII 1978, ВН; 12 VII 1978, В. Ю. Нешатаев; Семячикское лесничество, 16 VIII 1974, И. Н. Кадис; р. Лиственничная, ?, В. Ю. Нешатаев, Ю. И. Иванов; 15 VIII 1978, ВН; VIII 1978, ЮН; 13 VIII 1978, ВХ; р. Перевальная, 21 VIII 1978, ЮН; р. Долинная, 2 IX 1978, ВХ; р. Левая Тюшевка, 3 IX 1977, М. А. Балмасова; вулкан Гамчен, 30 VII 1978, ВХ; р. Унана, 28 VIII 1978, ВХ, Н. Н. Хабарова. Пепловые отложения в каменноберезняке, почва во всех поясах. Во всех образцах обнаружены растения с выводковыми почками, а в трех из них с периантиями.

B. lycopodioides (Wallr.) Loeske. — Р. Ракитинская, VIII 1981, АМ; р. Богачевка, 12 VII 1978, ВН; 19 VII 1978, ВХ; Долина гейзеров, 23 VIII 1974, Т. Н. Перова; р. Лиственничная, VIII 1978, ?; р. Унана, 28 VIII 1978, ЮН; р. Долинная, 2 IX 1978, ВХ; вулкан Гамчен, 30 VII 1978, ВН; р. Тюшевка, 12 IX 1977, Г. Ю. Нешатаева; Гамченский дол, 26 VII 1978, ВН [Долина гейзеров, Благодатских, Дуда, 2001]. Почва в лиственничниках и зарослях ольхового стланика, места с нарушенным напочвенным покровом в тундре.

Gymnocolea inflata (Huds.) Dumort. — Р. Кроноцкая, 2 VII 1978, М. А. Балмасова. Среди мхов на болоте.

Lophozia excisa (Dicks.) Dumort. — Р. Лиственничная, VIII 1978, ?, [На мелкоземе в местах с нарушенным напочвенным покровом] в лиственничнике. Растения с выводковыми почками.

L. longidens (Lindb.) Macoun. — Р. Лиственничная, VIII 1978, ?; 10 VIII 1978, Н. Н. Хабарова; р. Долинная, 2 IX 1978, ВН; бассейн р. Красная, 3 IX 1978, ВХ; бассейн р. Унана, 28 VII 1978, ВХ. Среди мхов в напочвенном покрове в лиственничниках и стланиковых лесах, на гниющей древесине и в прикорневой части ство-

лов в лиственничнике. Во всех образцах встречены растения с выводковыми почками, один раз — с периантиями и антеридиями.

L. sudetica (Huebener) Grolle. — Р. Большая Гажма, 14 VII 1981, AM; вулканический массив Большой Семячик, вулкан Попова, 31 VII 1985, AM; [кальдера вулкана Узон (Благодатских, Дуда, 2001)]. Берега ручьев в тундровом поясе.

L. ventricosa (Dicks.) Dumort. var. *ventricosa*. — Ручей Сумный, 27 VII 1987, AM; Чажменское лесничество, 1977, ?; Семячикское лесничество, VIII 1974 и 29 VIII 1974, Е. Н. Коровянская; р. Лиственничная, 8 VIII 1978, BX; 10 VIII 1978, ВН; бассейн р. Богачевка, 12 VII 1978, ВН; бассейн р. Долинная, 2 IX 1978, М. А. Балмасова; р. Большая Чажма, 12 VIII 1977, С. Ю. Гришин; кальдера вулкана Узон, 28 VIII 1974, Е. Н. Коровянская; Гамченский дол, 26 VII 1978, ВН. Моховые тундры, среди мхов и иа гниющей древесине в зарослях кедровника, основания стволов в каменноберезняке. В большинстве образцов найдены растения с выводковыми почками.

L. ventricosa var. *longiflora* (Nees) Macoun. — Кроноцкий мыс, ?, AM; р. Ракитинская, 2 IX 1977, BX; Железнодорожное плато, 15 VII 1978, BX. Среди мхов во влажных тундрах.

Orthocaulis attenuatus (Mart.) A. Evans. — Бассейн р. Богачевки, 12 VII и 19 VII 1978, ВН; [Гнилая древесина] в зарослях кедрового стланика. С выводковыми почками.

O. binsteadii (Kaal.) H. Buch. — Р. Лиственничная, 8 VIII 1978, BX. [Среди сфагновых мхов] в лиственничнике с кедровым стлаником.

O. kunzeanus (Huebener) H. Buch. — Р. Лиственничная, VIII 1978, ЮН; 13 VIII 1978, BX; р. Кроноцкая, 2 VII и 3 VII 1978, Н. Н. Хабарова; 3 VII 1978, р. Тюшевка, Большие Тюшевские горячие ключи, 18 IX 1977, ЮН; берег Кроноцкого лимана, 4 VII 1978, М. А. Балмасова; р. Большая Чажма, 12 VIII 1977, С. Ю. Гришин. [Влажные моховые куртины] в лиственничнике, стланиковом поясе и на верховых болотах; термальные поля.

Schistochilopsis incisa (Schrad.) Konstantinova. — Бассейн р. Унана, 28 VIII 1978, М. А. Балмасова. Каменноберезняк. Растения с периантиями.

S. laxa (Lindb.) Konstantinova. — Кроноцкий лиман, 4 VII 1978, М. А. Балмасова. [Среди сфагновых мхов] на болоте.

Sphenolobus minutus (Schreb.) Berggr. — Чажменское лесничество, 1977, ?; р. Лиственничная, 8 VIII 1978, BX. Лиственничник.

S. saxicola (Schrad.) Steph. — Р. Лиственничная, 8 VIII 1978, ?; 8 VIII 1978, ВН. Пояс лиственничников и кедровых стлаников.

Tritomaria exsectiformis (Breidl.) Schiffn. ex Loeske. — Р. Лиственничная, VIII 1978, ?. [Среди мхов на гнилой древесине] в лиственничнике. Растения с выводковыми почками.

T. quinquedentata (Huds.) H. Buch. — Р. Богачевка, 12 VII и 19 VII 1978, ВН; 19 VII 1978, BX, ВН. На почве в ольховниках и каменноберезняках.

Jungermanniaceae

[*Jungermannia exertifolia* Steph. — Долина гейзеров (Благодатских, Дуда, 2001)].

[*J. pumila* With. — Долина гейзеров (Благодатских, Дуда, 2001)].

Mylia anomala (Hook.) Gray. — Бассейн р. Кроноцкая, 2 VII 1978, ВН; р. Лиственничная, VIII 1978, ?. Влажные моховые куртины на сфагновом болоте и в лиственничнике.

[*Nardia assamica* (Mitt.) Amak. — Долина смерти (Благодатских, Дуда, 2001)].

[*Nardia japonica* Steph. — Долина смерти (Благодатских, Дуда, 2001)].

Plectocolea vulcanicola Schiffn. — Кальдера вулкана Узон, 9 IX 1975, ВН; [Долина гейзеров (Благодатских, Дуда, 2001)]. На почве по берегам термальных ручьев.

[*Solenostoma confertissimum* (Nees) Schljakov. — Долина гейзеров (Благодатских, Дуда, 2001)].

[*S. fusiforme* (Steph.) R. M. Schust. — Долина гейзеров (Благодатских, Дуда, 2001)].

Gymnomitriaceae

Gymnomitrion apiculatum (Schiffn.) Müll. Frib. — Вулканический массив Большой Семячик, вулкан Попова, 31 VII 1985, AM. Слой мелкозема на скалах по берегу водотока.

G. corallioides Nees. — Р. Чажма, 1979, AM; Кроноцкий п-ов, 19 VIII 1981, AM. Пятна мелкозема в тундре.

Scapaniaceae

Diplophyllum taxifolium (Wahlenb.) Dumort. — Р. Ракитинская, VIII 1981, AM; Чажменское лесничество, 1977, Е. Н. Коровянская; вулкан Гамчен, 30 VII 1978, ВН; 30 VII 1978, ВХ; Гамченский дол, 26 VII 1978, ВН; 26 VII 1978, ВХ; Железнодорожное плато, 15 VII 1978, ВХ. Места с нарушенным напочвенным покровом в тундрах и зарослях ольховника.

Macrodiplophyllum plicatum (Lindb.) H. Perss. — Бассейн р. Богачевка, 19 VII 1978, ВХ. Почва в зарослях ольхового стланика.

Scapania irrigua (Nees) Nees. — Р. Богачевка, 10 VII 1978, ВН. Гнилая древесина под береговым обрывом. Растения с выводковыми почками.

S. paludicola Loeske et Müll. Frib. — Р. Кроноцкая, 2 VII 1978, М. А. Балмасова. [Среди мхов на болоте].

S. paludosa (Müll. Frib.) Müll. Frib. — Кальдера вулкана Узон, 9 IX 1975, ВН.

S. parvifolia Warnst. — Р. Лиственничная, ?.

S. subalpina (Nees ex Lindenb.) Dumort. — Р. Лиственничная, 1977, ?, [Долина гейзеров (Благодатских, Дуда, 2001)]. Пойменный лес. Растения с периантиями.

[*S. uliginosa* (Lindenb.) Dumort. — Долина гейзеров (Благодатских, Дуда, 2001)].

Geocalycaceae

[*Chiloscyphus fragilis* (A. Roth) Schiffn. — Долина гейзеров (Благодатских, Дуда, 2001)].

Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dumort. — Бассейн р. Богачевки, 19 VII 1978, ВН. Гнилая древесина в зарослях ольховника. Растения с периантиями и спорогонами. В пазухах листа под периантиями сохранились вскрытые антеридии.

Lepidoziaceae

Kurzia makinoana (Steph.) Grolle (=*K. sylvatica* (A. Evans) Grolle). — Р. Кроноцкая, 2 VII 1978, ВН. Среди мхов на болоте.

Calypogeiaceae

Calypogeia muelleriana (Schiffn.) Müll. Frib. — Р. Лиственничная, ?; Кроноцкий лиман, 4 VII 1978, М. А. Балмасова. Среди мхов на болоте.

C. sphagnicola (Arnell et J. Perss.) Warnst. et Loeske. — Р. Кроноцкая, 2 VII 1978, ВН; р. Лиственничная, VIII 1978, ?; 11 VIII 1978, ВХ. Среди сфагнов на болоте и в лиственничнике.

Cephaloziaceae

Cephalozia bicuspidata (L.) Dumort. — Кроноцкий мыс, ?, АМ; Кроноцкий лиман, 4 VII 1978, М. А. Балмасова; [кальдера вулкана Узон, Долина гейзеров (Благодатских, Дуда, 2001)]. Камни по берегу ручья, среди мхов на болоте. Растения с периантиями.

C. lunulifolia (Dumort.) Dumort. — Р. Кроноцкая, 2 VII 1978, ВН. Среди мхов на болоте.

C. pachycaulis R. M. Schust. — Р. Лиственничная, ?. Среди мхов.

Pleurocladula albescens (Hook.) Grolle. — Гамченский дол, 26 VII 1978, ВН; 26 VII 1978, ВХ; Железнодорожное плато, 15 VII 1978, ВХ; [кальдера вулкана Узон (Благодатских, Дуда, 2001)]. Влажные горные тундры.

Cephaloziellaceae

Cephaloziella grimsulana (J. B. Jack ex Gottsche et Rabenh.) Lacout. — Пос. Кроноки, 1985, АМ. Среди мхов на крыше дома.

Ptilidiaceae

Ptilidium ciliare (L.) Hampe. — Пос. Кроноки, 19 VIII 1985, АМ; вулкан Крашенинникова, VIII 1981, АМ; Семячикское лесничество, 1975, ?; р. Кроноцкая, 5 VIII 1975, ВН; 1 VII 1978, ВХ; 2 VII 1978, Н. Н. Хабарова; р. Лиственничная, 8 VIII 1978, ?; 8 VIII 1978, ВН; Железнодорожное плато, 15 VIII 1978, ВХ; р. Унана, 28 VIII 1978, ВХ. Почва в тундрах и зарослях кедрового стланика. В двух образцах встречены растения с периантиями.

P. pulcherrimum (G. Weber) Vain. — Р. Семячик, 1979, АМ; вулкан Семячик, 8 VII 1979, АМ; р. Кроноцкая, 1982, АМ; бассейн р. Богачевка, 12 VII 1978, ЮН; р. Лиственничная, 10 VIII 1978, Н. Н. Хабарова; р. Унана, 27 VIII 1978, ВН; [Долина гейзеров (Благодатских, Дуда, 2001)]. Кора березы и кедровника в лесном и стланиковых поясах.

Cleveaceae

Peltolepis quadrata (Saut.) Müll. Frib. — Р. Каменистая, VIII 1981, АМ. На мелкоземе в расщелинах скалистого берега реки. Растения с архегониальными подставками со зрелыми подставками со зрелыми спорогонами.

Conocephalaceae

Conocephalum conicum (L.) Dumort. — Нижнесемячикские горячие ключи, 25 VI 1979, В. В. Якубов; р. Семячик, 29 VI 1979, АМ; р. Ракитинская, VIII 1981, АМ. Термальные урочища, берега ручьев, влажные приморские скалы.

Conocephalum japonicum (Thunb.) Grolle. — Долина гейзеров, 9 VIII 1979, В. В. Якубов; [там же (Благодатских, Дуда, 2001)]; р. Каменистая, VIII 1981, АМ; р. Тюшевка, VIII 1981, АМ. Берег ручья, скалистый берег реки в тундровом поясе и в пойменном ольховнике. Растения с антеридиями.

Marchantiaceae

Marchantia polymorpha L. s. l. — Вулкан Семячик, 7 VII 1979, В. В. Якубов; с. Жупаново, 15 VIII 1979, АМ; р. Ракитинская, VIII 1981, АМ; р. Тюшевка, VIII 1981, АМ; пос. Кроноки, ?, АМ; Нижнесемячинские горячие ключи, VIII 1979, АМ; оз. Кроноцкое, 3 VIII 1982, АМ; берег моря, VIII 1981, АМ; Чажминское лесничество, 1977, ВН; [Долина гейзеров, Благодатских, Дуда, 2001]. Берега ручьев и озер во всех поясах, термальные урочища, скалы по берегу моря. Часто встречаются растения с антеридиальными и архегониальными подставками (со зрелыми спорогонами), во всех образцах присутствуют растения с выводковыми телами.

Preissia quadrata (Scop.) Nees. — Пос. Кроноки, 5 VIII 1992, АМ. Расщелины в сырой скале. Растения с архегониальными подставками со зрелыми спорогонами.

Благодарности

Автор признателен В. Я. Черданцевой и Л. Н. Егоровой (VLA) за предоставление коллекции печеночников Кроноцкого заповедника.

Работа частично поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 06-05-64137а) и Фондом содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакалин В. А. К познанию флоры печеночников Западной Камчатки // Сохраненне бноразнообразия Камчатки и прилсгающнх морей (Матер. V науч. конф. 18—19 ноября 2004 г.). Петропавловск-Камчатский, 2004а. С. 17—20.

Бакалин В. А. Печеночннки Станового Нагорья (Восточная Сибирь) // Arctoa. 2004б (2005). Т. 13. С. 73—83.

Бакалин В. А. *Cryptocoleopsis* Amakawa и *Schofieldia* Godfrey — новые роды для флоры печеночников России // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 594—603.

Благодатских Л. С., Дуда Й. К флоре печеночных мхов Камчатского полуострова // Нов. сист. низш. раст. 2001. Т. 34. С. 218—220.

Константинова Н. А., Бакалин В. А., Потемкин А. Д. Малоизвестный вид *Cephalozia pachycaulis* (*Hepaticae*, *Cephaloziaceae*) в России // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 12. С. 1890—1897.

Потемкин А. Д. Новые и малоизвестные для России печеночники с Камчатки и из Приморского края (Российский Дальнний Восток) // Arctoa. 2003. Т. 12. С. 75—82.

Потемкин А. Д., Бакалин В. А. Редкне виды печеночников Камчатки, рекомендованные к включению в «Красную книгу Камчатки» // Сохранение биоразнообразня Камчатки и прилегающих морей (Матер. V науч. конф. 18—19 ноября 2004 г.). Петропавловск-Камчатскнй, 2004. С. 84—87.

Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка) / Под ред. Ю. Н. Нешатаева, В. Ю. Нешатаевой, А. Т. Науменко. СПб., 1994. 230 с.

Чернядьева И. В., Потемкин А. Д. К флоре мохообразных юго-западной Камчатки (Российский Дальний Восток) // Arctoa. 2003. Т. 12. С. 59—74.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Л., 1982. 202 с.

Bakalin V. A. A preliminary check-list of the hepatics of Kamchatka Peninsula (Russian Far East) // Arctoa. 2003. Vol. 12. P. 83—90.

Bakalin V. A., Konstantinova N. A. Hepaticae Rossicae Exsiccatae. Kirovsk. 2003. Fasc. I. N 1—25. 19 p.

Bakalin V. A., Konstantinova N. A. Hepaticae Rossicae Exsiccatae. Kirovsk. 2004. Fasc. II. N 26—50. 14 p.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. N. Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1 (1—2). P. 87—127.

SUMMARY

A checklist of liverworts of Kronotsky State Nature Reserve is compiled for the first time. It contains 59 species, 39 from them are new to the reserve, including two (*Schistochilopsis laxa* (Lindb.) Konstantinova and *Cephalozia grimsulana* (J. B. Jack ex Gottsche et Rabenh.) Lacout.) new to Kamchatka Peninsula.

УДК 581.524 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 6

© М. Ю. Пукинская

К ВОССТАНОВЛЕНИЮ ЕЛОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ НА УЧАСТКАХ ВЕТРОВАЛЬНЫХ «ОКОН»

M. Yu. PUKINSKAYA. ON THE RECOVERY OF SPRUCE FORESTS IN WINDFALL GAPS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 28.06.2005

Проведено исследование динамики годичного прироста елей на участках ветровальных «окон» в разных типах старовозрастных ельников. Выявлены основные признаки «оконной» динамики древостоя; возраст реагирования деревьев на образование «окна»; интенсивность зарастания прогалины в разных типах ельников. Проанализированы возрастная структура древостоя и распределение взрослых особей ели по диаметру ствола.
Ключевые слова: ветровальные «окна», древостой, подрост.

Последствия ветровалов для лесных сообществ давно привлекали внимание лесоводов и геоботаников. Обширная литература посвящена катастрофическим ветровалам, «злу еловых лесов» (Воропанов, 1931), впечатляющим размерами вывалов, нередко приводящим к длительным сменам растительности. В то же время, как отмечается многими исследователями, «обычная» деятельность ветров ежегодно выполняет санитарную роль, исключая из состава древостоя, в первую очередь, старые, ослабленные, больные деревья и таким образом способствуя оздоровлению лесов и постепенной смене поколений. Обновлению ельников посредством ветровальных «окон» и посвящена настоящая работа.

Материал и методика

В этой статье использован материал, собранный в 2004—2005 гг. в старовозрастных ельниках Центрального лесного заповедника (ЦЛБГЗ, Тверская обл.) и в Себежском р-не Псковской обл. Основное внимание в работе уделялось ветровальным участкам, по размерам не превышающим высоту первого яруса древостоя.

В ЦЛБГЗ было заложено 16 пробных площадей (10 × 10, 10 × 15, 15 × 15 м, всего 0.2 га) на участках окон разного возраста в различных типах ельника. На всех пробных площадях фиксировались напочвенный покров и подлесок; проводилось бурение сохранившихся взрослых деревьев и подроста с целью выявления реакции на вывал; сделаны спилы модельных экземпляров подроста на валеже и в фоновых участках для определения возраста; древостой и валеж нанесены на план-схему. За действительный возраст взрослых деревьев принимался их возраст по керну на уровне груди с прибавлением 15 лет. У отдельных деревьев взяты керны на уровне

груди и у комля. Возраст валежа определялся по методике В. Г. Стороженко (1990), а также по данным А. В. Письмерова и др. (1988).

В Псковской обл. было заложено 14 пробных площадей в приспевающих ельниках чернично-зеленомошном и кисличном. Исследовались модельные деревья, уцелевшие рядом с единичными вывалами и ветроломами, в сравнении их с контрольными особями, удаленными от погибших деревьев на 5 и более метров. Обработаны 120 кернов и 28 спилов. Для выявления динамики роста елей и реакции их на вывал построены графики изменения площади годичных колец на уровне груди. Для оценки изменения прироста по кольцу модельных деревьев после вывала соседнего использовалась величина максимального прироста в период, не превышающий 20 лет после вывала. Основные, отмеченные мною, изменения, происходили именно в этот период, когда проявляются не только ближайшие, но и отдаленные последствия вывала. В частности, поступление элементов питания в почву (Скворцова и др., 1983). Относительный прирост по кольцу вычислялся как отношенпе максимального прироста за 20 лет после вывала к максимальному приросту до вывала. Для тех деревьев, у которых в течение жизни наблюдалось несколько пиков прироста, в скобках указано увеличение прироста относительно периода до его первого пика. Относительное увеличение площади кольца более чем в 1.5 раза, с максимальным приростом до вывала не меиее 3 см^2, а также десятикратиое и более увеличение прироста со стартовыми значениями до вывала не менее 1 см^2 считались значительными.

Результаты и обсуждение

Единичные вывалы. Результаты наблюдений за единичными вывалами сведены в табл. 1 (пл. 1—6, 24—31). Как видно из приведенных данных, у половины модельных деревьев наблюдается резкое увеличение прироста в толщину после гибели соседнего дерева. Например, у взрослых елей № 3-1, 6-2, 25-3 и 28-10 (на момент вывала 76, 80, 62 и 29 лет) относительное увеличение прироста составило 1.6, 2.0, 2.5 и 3.7 соответственно, хотя максимальная площадь годичного кольца до вывала составляла уже 56.8, 24.6, 21.6 и 8.1 см^2 (рис. 1). Однако наиболее интересна, с нашей точки зрения, реакция молодых деревьев № 4-1, 5-2 и 5-1 (рис. 2). Их возраст на момент вывала составлял 19, 29 и 37 лет соответственно. Ель 4-1, растущая в 1 м от выпавшей, ускоряя прирост, к 60 годам достигла толщины погибшего дерева (32 см в диаметре), что на 10 см больше среднего диаметра 60-летнего дерева I бонитета в культуре, в условиях южной тайги (Лесотаксационный..., 1962). Аналогично начали расти ели 5-2 и 5-1 после вывала крупного дерева в 3 м от них. Однако через 25 лет стали проявляться признаки конкуренции между ними, преимущество в которой получило дерево 5-1. Через 40 лет оно сравнялось по толщине с выпавшим, аналогично особи 4-1. Диаметр ели 5-2 к 69 годам составил 34 см (средний диаметр ели такого возраста в древостое Ia бонитета 27 см в ельниках центра европейской части СССР) (Козловский, Павлов, 1967). Как представляется, в этих примерах мы имеем дело с восстановлением целостности древостоя по типу замещения, когда молодое дерево, не пострадавшее при вывале близко стоящего, быстро занимает его место, пятно света и площадь питания, опережая подрост на валеже.

Примечательно, что если улучшение условий в результате вывала приходится на начало третьего возрастного этапа онтогенеза ели (Серебряков, 1962), т. е. периода интенсивного прироста главной оси и скелетообразования (20—30 лет),

ТАБЛИЦА 1

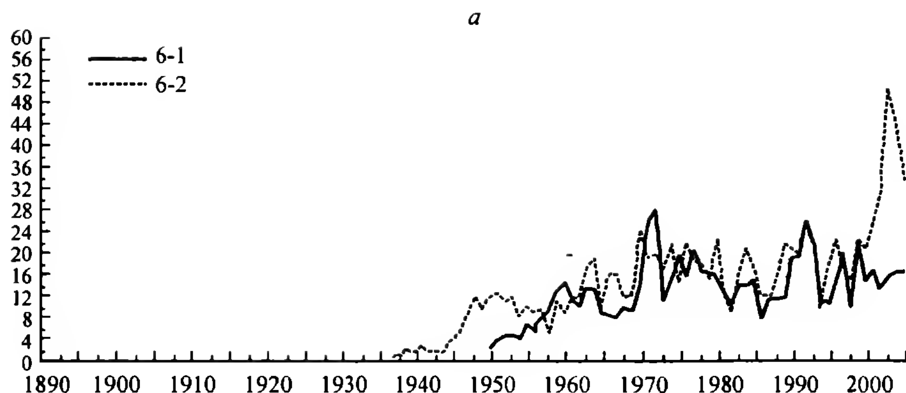
Изменение площади годичных колец модельных деревьев после единичных (пл. 1—6, 24—31) и групповых (пл. 8—23) вывалов

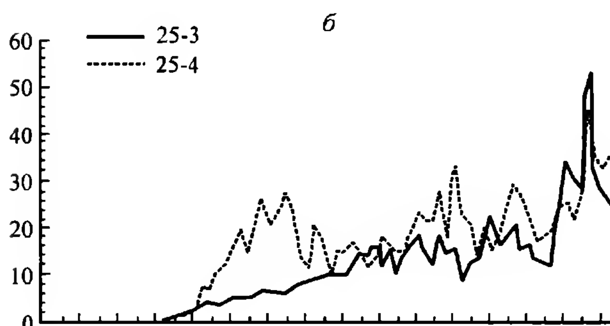
№ пл.-№ дер.	Год вывала (± 2 года)	Действительный возраст	Возраст на момент вывала (±2 года)	Динамика S кольца (кв. см)		Относительный прирост
				Максимальный прирост		
				до вывала	после (в период не более 20 лет)	
1-2	1997	83	76	26.7	30.1	1.1
2-1	1974	71	41	10.5	8.5	0.8
2-2		74	44	13.3	10.8	0.8
2-3		70	40	7.4	8.9	1.2
3-1	1994	86	76	56.8	88.2	1.6
4-1	1964	59	19	4.5	31.0	6.9
5-1	1964	77	37	17.5	45.4	2.6
5-2		69	29	13.4	36.9	2.8
6-1	1979	72	47	27.4	25.5	0.9
6-2		85	60	23.9	24.6	1
6-2	1999	85	80	24.6	50.0	2
24-2	1987	78	60	15.8	19.7	1.2
25-3	1990	77	62	21.6	53.1	2.5
25-4	1990	74	59	33.2	44.0	1.3
26-5	1988	68	51	16.5	16.1	1
26-6	1988	78	61	28.7	32.7	1.1
27-9	1984	54	33	13.5	26.2	1.9
28-10	1955	79	29	8.1	29.8	3.7
29-11	1980	93	68	11.9	17.9	1.5
29-12	1995	93	83	6.2	12.5	2
30-7	1985	74	54	8.4	13.1	1.6
31-8	1998	43	36	8.6	12.8	1.5
8-3	1990	128	118	8.9	19.9	2.2
9-1	1997	70	63	2.2	3.4	1.5
9-2		78	71	1.5	4.6	3.1
9-3		90	83	13.2	7.9	0.6
10-1	1965 ?	96	57	17.4	42.2	2.4
10-28		100	61	18.7	37.0	2.0
10-1	1993	96	85	42.4	31.4	0.7
10-28		100	89	37.0	12.5	0.3 (0.7)
11-1	1999	120	113	12.5	13.3	1.1
11-2		64	57	2.5	3.2	1.3
12-1	1940 ?	126	62	4.5	15.6	3.5
12-2		125	61	13.8	27.8	2.0
12-1	1968	126	90	15.6	19.9	1.3 (4.4)
12-2		125	89	27.8	40.3	1.4 (2.9)
12-1	1994	126	116	19.9	20.8	1.0 (4.6)
12-2		125	115	40.3	43.8	1.1 (3.2)
14-1	1948 ?	66	10	1.3	16.9	13.0
13-19.0	1985	73	59	7.3	18.2	2.5
13-14.0		23	9	0.2	11.6	·58.0
14-1		66	52	16.9	14.0	0.8 (10.8)
15-1	1940 ?	92	28	9.0	37.2	4.1
15-1	1989	92	77	37.2	48.2	1.3 (5.4)
16-1	1995	64	55	21.6	34.8	1.6

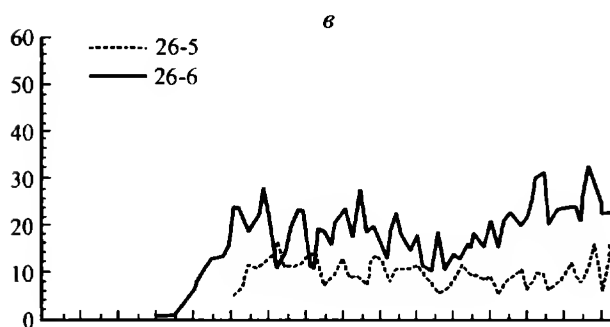
№ пл.-№ дер.	Год вывала (± 2 года)	Действительный возраст	Возраст на момент вывала (±2 года)	Динамика S кольца (кв. см)		
				Максимальный прирост		Относительный прирост
				до вывала	после (в период не более 20 лет)	
16-2	1995	68	59	16.1	18.6	1.2
17-1	1949 ?	103	48	5.0	22.2	4.4
17-13		83	28	0.3	3.9	13.0
17-1	1993	103	92	39.0	28.6	0.7 (5.7)
17-13		83	72	3.9	10.9	2.8 (36.3)
19-1	1987	122	105	25.9	57.9	2.2
19-2		101	84	10.7	25.4	2.4
20-1	1985	121	102	3.2	14.2	4.4
20-2		109	90	4.3	8.4	2.0
21-1	1969	162	127	12.8	16.6	1.3
21-1	1995 ?	162	154	16.6	14.3	0.9 (1.1)
21-2		118	110	5.6	10.8	1.9
21-3		113	105	3.8	4.9	1.3
21-4		121	113	2.5	0.7	0.3
21-5		103	95	3.5	2.1	0.6
21-6		225	217	4.8	4.7	1.0
21-7		121	113	3.8	3.2	0.8
23-1	1969	107	72	5.2	3.2	0.6
23-2		113	78	11.9	27.2	2.3
23-3		127	92	10.7	18.9	1.8
23-1	1990	107	93	5.2	3.2	0.6
23-2		113	99	27.2	20.7	0.8 (1.7)
23-3		127	113	18.9	30.1	1.6 (2.8)
23-10.0		36	22	1.3	5.5	4.2
23-11.0		46	32	2.4	3.3	1.4

то вывая в значительной мере предопределяет и дальнейшее благополучие дерева (рис. 2, *б* (5-1), 3, *б* (12-2), 3, *в* (17-1)). То, что форма кроны во многом определяет успешность дальнейшей жизни елочек, подтверждают экспериментальные данные В. Г. Карпова (1969). Если к моменту вывала уцелевшее дерево было уже взрослым, сложившимся, то улучшение его роста чаще носит кратковременный характер.

Отсутствие у половины модельных деревьев значительных изменений в ходе роста после гибели соседнего дерева может объясняться различными причинами. В первую очередь важно, насколько они снижают конкуренцию по отношению к оставшимся особям. П. В. Воропанов (1931) определяет расстояние, на котором сказывается влияние «центра угнетения», в 6 м. В наших примерах, как показывают кривые хода роста, «радиус влияния» только очень крупных, доминирующих деревьев достигал 5 м, а обычно у елей I—II ярусов он не превышал 4 м. Возможно, это связано с разницей лесорастительных условий северной и южной тайги. Существенно также соотношение размеров особей. Судя по графикам, выпадение дерева, в 1.5 раза более тонкого, мало влияло на условия роста доминирующего. С другой стороны, гибель одного из 2—3 соразмерных экземпляров, растущих на расстоянии до 4 м, также слабо отражалась на кривой прироста, так как она опре-







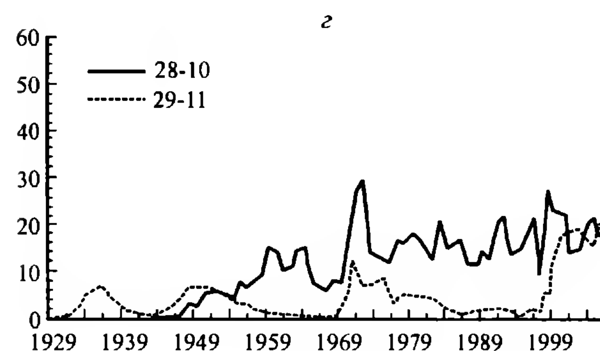


Рис. 1. Ход роста модельных деревьев (Псковская обл.).

а — модельное дерево 6-2 вблизи единичиого вывала 1999 г. и контрольное дерево 6-1; *б* — модельные 25-3 и 25-4 вблизи вывала 1990 г.; *в* — модельные 26-5 и 26-6 вблизи вывала 1988 г.; *г* — модельные 28-10 и 29-11 вблизи вывалов 1955 и 1980 гг. соответственно. Здесь и иа рис. 2—5 по оси абсцисс — календарные годы; по оси ординат — площадь кольца, см².

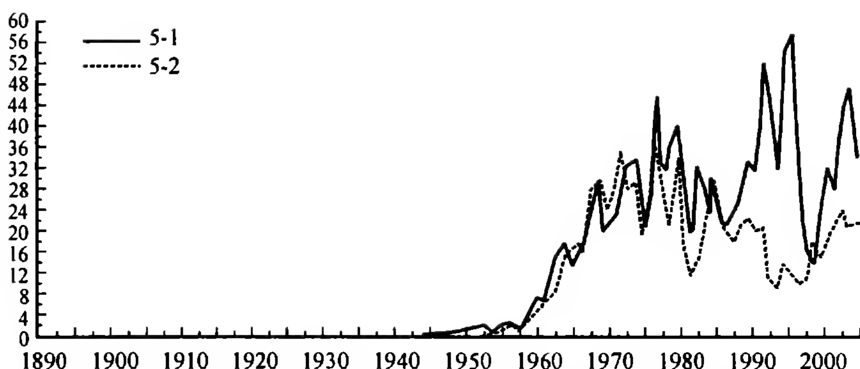


Рис. 2. Ход роста модельных деревьев 5-1 и 5-2 (Псковская обл., 2004), вблизи единичного вывала 1964 г.

делялась конкуренцией с оставшимися елями (рис. 1, *в*). О «возрасте реагирования» будет сказано ниже.

Имеет значение форма (тип — Скворцова и др., 1983) гибели дерева. Засыхание на корню крупномерной ели способствует сравнительно равномерному увеличению прироста близстоящих деревьев, а последующий вывал уже не отражается на кривых хода роста. Соотношение ветровала и бурелома зависит от размеров елей (Тимофеев, 1957) и от почвенно-грунтовых условий. По данным Е. Б. Скворцовой с соавт. (1983), в черничных и липняковых ельниках ЦЛБГЗ ветровала и бурелома примерно поровну, в кисличных ельниках бурелома в 3 раза больше, чем выворотов. В обследованных нами «окнах» преобладали ветровальные деревья. Наши данные не позволяют произвести сравнительную оценку влияния бурелома и ветровала на судьбу соседних деревьев. Бурелом все же представляется благоприятнее для восстановления елового древостоя из-за меньших разрушений, которые он производит в растительном покрове. Что касается повреждений, нанесенных падением крупного дерева, то на обследованных площадках они либо сразу оказывались летальными (попутно вываленные, подмятые, с обломанной верхней частью ели), либо не выявлялись на графиках прироста, хотя, судя по траектории падения дерева, должны были быть. В этой связи примечательно состояние деревьев на одной из опытных площадок, в островке 40-летнего ельника, выросшего на поляне среди березняка на гриве, примыкающей к сфагновому болоту. Все ели здесь были повреждены лосями (так что «контроль» отсутствовал) около 10 лет назад. Кора была снята на $^1/_5$—$^1/_4$ части окружности ствола на высоте 1.5—1.2 м. Тем не менее деревья продолжали развиваться (рис. 4) по I бонитету (Козловский, Павлов, 1967: Таблица хода роста нормальных еловых насаждений в БССР), к 40-летнему возрасту достигая 24—26 см в диам. и 15—16 м выс. За исключением сильной сбежистости стволов и утолщений в районе ранений, других отклонений в их развитии не заметно. Возможно, однако, что в худших лесорастительных условиях подобные повреждения коры сказались бы отрицательно на росте елей.

Ветровальные «окна». Результаты исследования восстановления древостоя в «окнах» приведены в табл. 2. Как показывает установленный возраст валежа и выросших на нем елочек, несмотря на малые размеры «окон», на всех модельных участках разрушение древостоя происходило постепенно, к моменту наблюдений в течение 20—50 лет, последовательно формируя условия для появления новых генераций ели. О возрасте «окон» можно говорить лишь приблизительно, ориентируясь на преобладающий возраст валежа и подроста на нем.

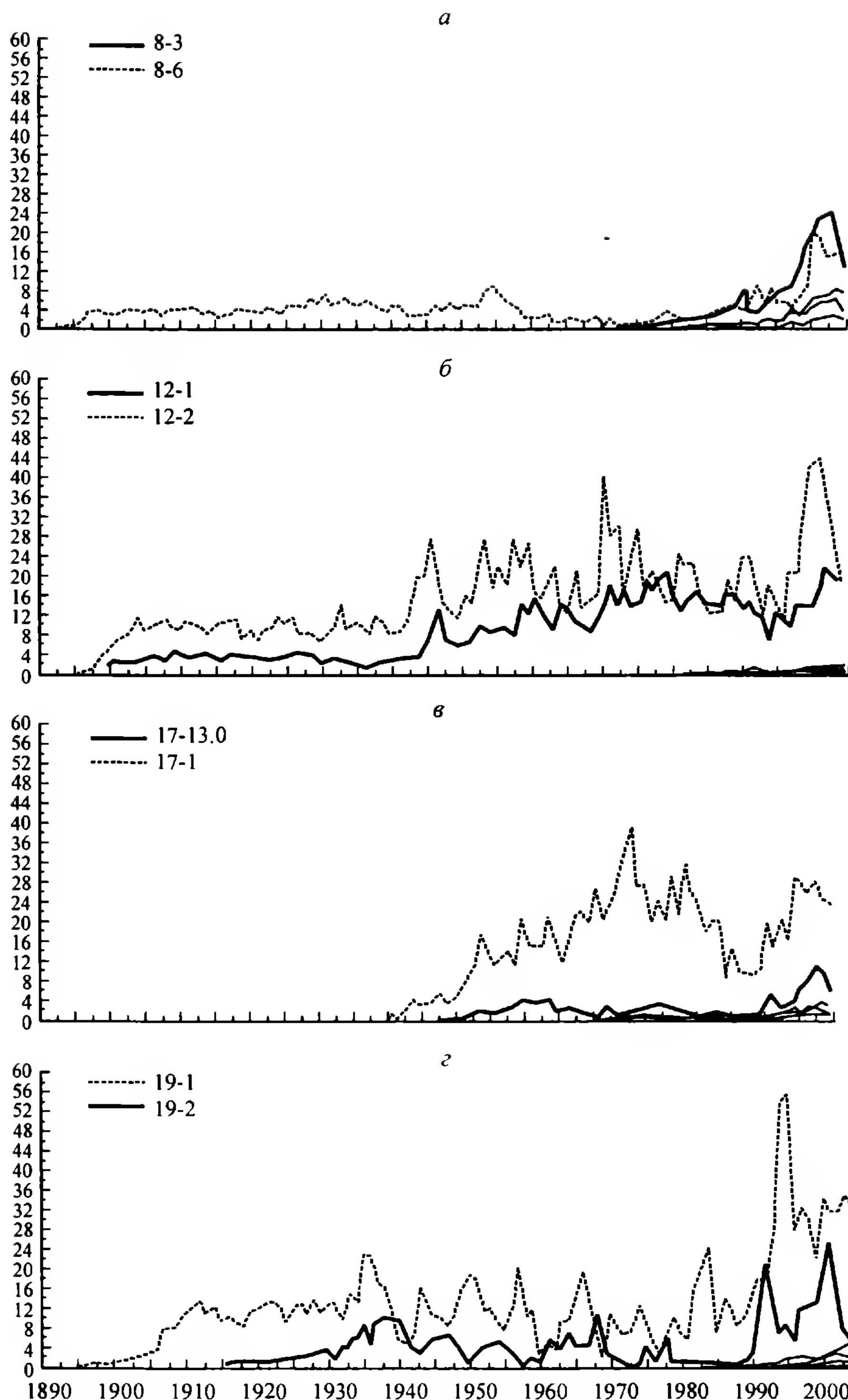


Рис. 3. Ход роста ели на пробных площадях в Центральном лесном заповеднике (*а* — пл. № 8, *б* — пл. № 12, *в* — пл. № 17, *г* — пл. № 19).

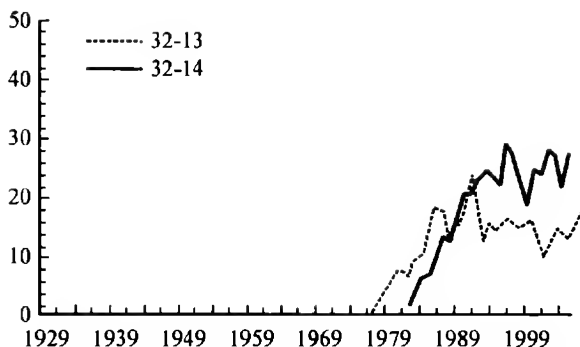


Рис. 4. Кривые роста деревьев, сильно поврежденных лосями около 10 лет назад (Псковская обл., 2005).

Наибольшее количество подроста оказалось в «окнах» ельников кислично-папоротникового (пл. 19), чернично-зеленомошного (пл. 20) и чернично-сфагнового (пл. 21-22). В двух последних случаях возобновление хорошо идет и под пологом ельника средней полноты. Что же касается ельника кислично-папоротникового, возобновление в нем происходит чрезвычайно плохо. По данным В. Г. Карпова, численность елового подроста старше 10 лет в этом типе леса составляет 0.12 тыс. шт./га при сомкнутости елового полога 0.6—0.7 (Карпов, 1969). В зарастающих окнах она составляет от 0.14 до 0.39 тыс. шт./га (наши данные 1999, 2004 гг.).

Обилие валежа в «окнах», его приподнятость над субстратом, минимальная по сравнению с фоновыми участками заселенность его корнями растений при сохранении смягчающего влияния древостоя на режим температуры и влажности при значительном, но неполном осветлении способствуют выживанию всходов и восстановлению елового леса. На исследованных площадках проективное покрытие подлеска из лиственных пород порослевого происхождения составило от 0 до 85 %. Даже максимальное покрытие и его видовой состав, в наших примерах, не оказывали заметного влияния на количество и перспективность елового подроста. Наибольшее количество его оказалось на площадках 19-22 с минимальным проектным покрытием подлеска (0—7 %). Однако и на площадке с максимальным покрытием подлеска количество подроста было высоким (пл. 10). Таким образом, на данных участках проективное покрытие подлеска не является фактором, определяющим количество и качество подроста.

Наименьшее количество подроста отмечено на пл. 9, 13-14, 23, в ельниках кисличном и кислично-папоротниковом. Из них «окно» 23 — явно молодое «окно», зарастание которого елочками только началось. То же можно сказать об «окне» 13-14, где основной вывал произошел 30—10 лет назад, а заселение его новой генерацией ели продолжается. Что же касается пл. 9, то на ней отмечены сухостой и фаутность взрослых деревьев, так что дефицит подроста здесь, вероятно, связан с иными причинами, чем особенности типа леса. Таким образом, по нашим данным, возрастной состав и количество подроста зависят прежде всего от возраста основных вывалов, приведших к образованию «окна». Чем старше «окно», тем больше в составе подроста на валеже особей старшего возраста и тем значительнее преобладание общего количества подроста старше 10 лет над всходами, свидетельствующее о зарастании «окна».

Кривые изменения площади кольца выросшего на валеже подроста показывают типичную картину дифференциации при конкурентном отборе и самоизреживании (рис. 3, *а*, *г*), а не влияние вывала. Динамика хода роста молодых особей ели демон-

ТАБЛИЦА 2

Характеристика возрастного состава ели в «окнах»

Тип ельника (№ площадки)	Возраст валежа	Возраст подроста на валеже	Плотность ели в «окне» (шт./100 кв. м)					Подлесок: состав (ПП)
			всходы (1—10 лет)	подрост			деревья I, II ярусов	
				возрастные группы	количество по возрастным группам	общее количество		
Чернично-зеленомошный (8)	50	30—40					1	—
	25	15—17						
	15	9—10						
	2—3	—						
Крупнопапоротниково-кисличный (неморальный) (9)	30—40	20—26	1	20—26	6	6	3	Вяз, лещина, липа, рябина, жимолость, малина (75 %)
	2—7	—						
Широкотравно-разнотравный (неморальный) (10)	40—45	30—35		26—35	5	25	2	Вяз, клен, липа, рябина, жимолость, малина (85 %)
	10—15	20—26		16—20	14			
	3—5	—		11—15	6			
Крупнопапоротниково-чернично-кисличный (11)	30—35	25	1	35—55	4	14	2	—
	2—5	—		20—30	10			
Крупнопапоротниково-кисличный (12)	>60							Клен, лещина, рябина, малина (45 %)
	35—40	25—40	9	35—40	2	19	1	
		7—12		20—30	9			
	1	—		11—15	8			
Кислично-папоротниковый (13—14)	50—60	41—46	15	41—46	1	6	1	Малина, клен, лещина, ива козья, рябина (85 %)
	30—40	20—30		29—30	1			
	10—20	1—5		11—20	4			
Кислично-папоротниковый (15)	>60							Липа, рябина, клен, малина, калина (15 %)
	15—20	35—40	24	30—40	10	14	1	
	2	1—15		11—16	4			

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Тип ельника (№ площадки)	Возраст валежа	Возраст подроста на валеже	Плотность ели в «окне» (шт./100 кв. м)					Подлесок: состав (ПП)
			всходы (1—10 лет)	подрост			деревья I, II ярусов	
				возрастные группы	количество по возрастным группам	общее количество		
Кислично-крупнопапоротниковый (16)	30—40	20	5	52	1	21	2	Клен, малина, рябина, черемуха (25 %)
	10	—		30—40	6			
				15—25	14			
Кислично-крупнопапоротниковый (17—18)	>50	30—50	3	33—56	4	19	1	Малина, калина, рябина, липа, клен, лещина, жимолость (40 %)
	10—15	7—10		30	9			
	2	—		11—20	6			
Кислично-папоротниковый (19)	15—25	10—15	22	16—30	9	37	2	—
		2—5		11—15	28			
Чернично-зеленомошный (20)	20—25	10—17	16	30—40	13	35	2	Рябина, береза (7 %)
	1—3	—		15—20	22			
Чернично-сфагновый (21—22)	30—40	20—25	5	31—40	8	33	2	—
	10	—		20—30	7			
	1—3	—		11—25	18			
Крупнопапоротниково-кисличный (23)	15—20	5—7	22	35—50	3	7	3	Рябина (20 %)
	1	—		11—20	4			

стрирует весь спектр изменения текущего прироста от минимального (близкого к нулю) прироста у угнетенных экземпляров до ежегодного прироста по площади кольца в 6—8 см^2 у преуспевающих особей.

Возраст сохранившихся в «окнах» елей I и II ярусов составил от 50 до 225 лет. Оценивая ход роста этих деревьев, следует отметить прежде всего крайнюю неравномерность приростов в период образования «окна». В целом изменения приростов те же, что и при единичиых вывалах. Однако более определенно говорить об ускорении роста как следствии конкретных вывалов невозможно из-за сложности датирования и картирования старого валежа под слоем нового.

Из 31 ели, оставшейся в рассматриваемых «окнах», 18 значительно увеличили прирост после вывала (табл. 1, пл. 8—23) в возрасте от 10 до 118 лет. У половины из этих деревьев ускорялся рост после вывала 2—3 раза в течение жизни (рис. 3, *б*, *в*). Однако повторная волна высоких приростов в относительных величинах была меньше первой во всех 9 случаях. С другой стороны, 9 деревьев стали лучше расти только после серии последовательных вывалов (ели 8-3, 13-19, 16-1, 17-13, 19-1, 19-2, 20-1, 20-2, 21-2; рис. 3, *а*, *г*; 5). Из них 5 — это сильно угнетенные в течеиие всей жизни особи с низкими приростами, «перестройка» которых во всяком случае требует длительного времени. Такие деревья могут вообще не реагировать на изменения условий (21-6, 23-1 и др.). Наибольший возраст ели, увеличившей прирост в толщину после вывалов соседних деревьев на обследованных нами в 1999 г. площадках в ЦЛБГЗ, составил 126 лет. Это дерево, росшее в ельнике мелкотравно-крупнопапоротниковом, в 1988 г. увеличило площадь годичного кольца с 17 до 34 см^2, т. е. вдвое. Изменение прироста обследованных деревьев свидетельствует, что «период максимального роста может быть как в молодом возрасте, так и в конце жизни дерева», и это «характерно для всех тех случаев, когда древесные растения произрастают в условиях, крайних для их существования» (Шиятов, 1967: стр. 109). Экстремальные условия роста характерны и для многих взрослых особей в ельниках ЦЛБГЗ.

Кривые роста оставшихся в «окне» деревьев показывают, что 2 ели (15-1 (рис. 5) и 17-1 (рис. 3, *в*)) развивались по типу замещающих, как 4-1, 5-1 и 5-2. На момент взятия пробы диаметры этих деревьев были равны 46 и 38 см (в то время как средиий диаметр деревьев соответствующего возраста в ельниках Ia бонитета 32 и 34 см соответственно) (Козловский, Павлов, 1967: данные для европейской

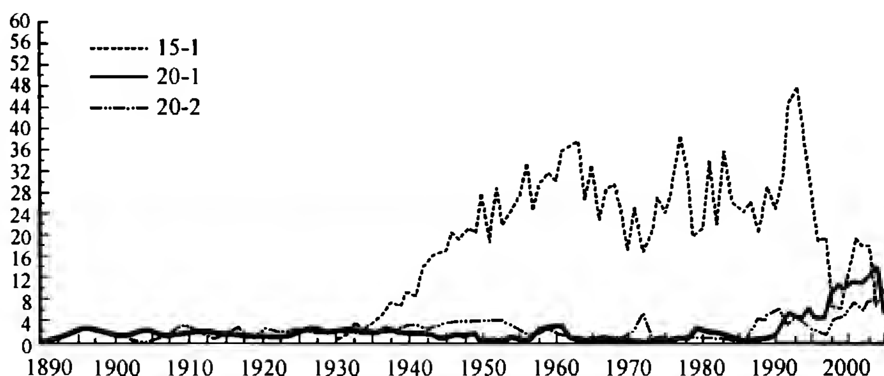


Рис. 5. Кривые роста деревьев.

15-1 развивалось по типу замещающего; 20-1 и 20-2 — угнетенные деревья, ускорившие рост после серии последовательных вывалов (в возрасте более 100 лет) (ЦЛБГЗ, 2004).

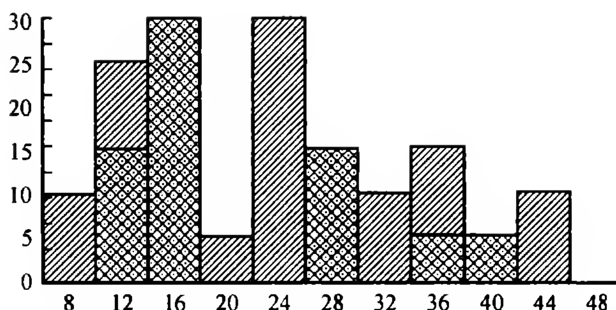


Рис. 6. Распределение сохранившихся в окнах елей I и II ярусов (n = 31) по ступеням толщины (ЦЛБГЗ, 2004).

Полосками отмечено количество деревьев от 50 до 110 лет; клеточками — от 110 лет и старше. По оси абсцисс — ступени толщины, см; по оси ординат — количество деревьев, шт./га.

части СССР). То, что такие деревья оказались среди уцелевших в «окнах», не подтверждает мнение о непрочности древесины быстро растущих елей (Львов, 1960), основанное на пробах с вырубок.

Высота оставшихся в «окнах» деревьев старше 50 лет колеблется от 8 до 30 м (в среднем 22.5); диаметр на уровне груди — 8—46 см (в среднем 24.5 см); по возрасту они (n = 31 = 100 %) распределились следующим образом: 50—70 лет — 16 %; 70—90 лет — 13; 90—110 лет — 26; 110—130 лет — 39; старше 130 лет — 6 %.

Преобладание старших возрастных групп объясняется сохранением низкобонитетных старых деревьев. Так, из оставшихся в «окнах» 14 елей старше 110 лет 9 (67 %) имели диаметр на уровне груди меньше 20 см. Распределение деревьев I и II ярусов в «окнах» по ступеням толщины показано на рис. 6. Обращает на себя внимание крайне асимметричное, сдвинутое в сторону малых значений, распределение по толщине деревьев старшего возраста. Оно могло бы и в дальнейшем быть показателем «окнового» происхождения данного участка древостоя, однако не ясно, как долго могут жить в «окне» низкобонитетные деревья поколений до вывала и как изменяется процент их участия в обновленном древостое со временем. По мнению А. Б. Георгиевского (1992), «окна» старше 80 лет уже не различимы в составе древостоя.

В динамике лесов Центрального лесного заповедника 1987 г., сопровождавшийся ураганными ветрами, считается переломным, с этого времени вывалы древостоя старших возрастов приняли массовый характер (Пугачевский, Шапошников, 1999). Кривые хода роста обследованных нами деревьев в целом подтверждают это.

Заключение

Полученные данные позволяют сделать следующее заключение. Пока разрушение древостоя ограничивается единичными вывалами, половина их компенсируется за счет замещения резервными особями или увеличения размеров оставшихся.

Когда вывалы приобретают массовый характер, компенсаторные возможности сообщества оказываются недостаточными и образуются «окна». Их заполняют новые генерации ели. Разновозрастность вывалов в «окнах» является, по-видимому,

решающей для преемственности елового леса, обеспечивая непрерывное доминирование ели. В «окнах» происходит восстановление ельников всех типов. Основной состав сформировавшегося в «окне» подроста отличается по возрасту в пределах 50 лет. Включения старших генераций не превышают 100—200 шт./га. Возрастной состав древостоя и дендрохронограммы могут служить индикаторами «оконной» динамики древостоя. Ее основными признаками являются: значительное преобладание тонкомерных деревьев в старших группах; крайне неравномерные кривые прироста доминирующих особей старшего поколения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воропанов П. В. Разновозрастные ельники // Леса Севера. Казань, 1931. Вып. 1. 51 с.

Георгиевский А. Б. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 52—62.

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 335 с.

Козловский В. Б., Павлов В. М. Ход роста основных лесообразующих пород СССР. М., 1967. С. 118—123.

Лесотаксационный справочник. Минск, 1962. С. 110—111.

Львов П. Н. О качестве древесины ели в древостоях, формирующихся из молодняка, сохраненного при лесозаготовках // Лесной журнал. 1960. № 3. С. 128—133.

Письмеров А. В., Яковлев Т. В., Письмерова Р. С. и др. Лесоводственно-таксационная характеристика основных групп типов леса // Коренные темнохвойные леса южной тайги. М., 1988. С. 130—162.

Пугачевский А. В., Шапошников Е. С. Типы и формы динамики лесов заповедного массива // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб., 1999. С. 323—333.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 190 с.

Стороженко В. Г. Датировка разложения валежника ели // Экология. 1990. № 6. С. 66—69.

Тимофеев В. П. Влияние почвенно-грунтовых условий на ветровал и бурелом // Изв. Тимирязевской сельскохоз. академии. 1957. № 6. С. 125—146.

Шиятов С. Г. О некоторых особенностях роста древесных растений на верхнем и полярном пределах лесов // Вопросы древесного прироста в лесоустройстве. Каунас, 1967. С. 107—111.

SUMMARY

We have studied the dynamic of annual ring increments of spruce in windfall gaps. We have revealed the main signs of gap dynamic in spruce forests; the age of tree response to the gap formation; the intensity of overgrowing the gap with new spruces in different forest types. We have analyzed the age structure of tree stand and distribution on adult spruces by thickness grades.

УДК 581.526.425 (571.17) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 6

© Е. Г. Зибзеев

БЕРЕЗОВЫЕ КРИВОЛЕСЬЯ ВЫСОКОГОРИЙ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

E. G. ZIBZEEV. BIRCH CROOK-STEM FORESTS IN KUZNETSKY ALATAU HIGH MOUNTAIN BELT

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 30-19-86
E-mail: zibzeev@gorodok.net
Поступила 09.10.2003
Окончательный вариант получен 02.02.2006

Описаны редкие для высокогорий Кузнецкого Алатау сообщества мелколиственных летнезеленых криволесий с доминированием *Betula tortuosa*. Приводятся описание данных сообществ, анализ флористического состава. Выявлены закономерностн распространения и экологические особенности местообитаний, разработаиа эколого-историческая классификация, в которой высшей единицей является флороценотип, низшей — ассоциация.

Ключевые слова: Кузнецкий Алатау, криволесья, эколого-исторический ряд, флороценотип, формация, ассоциация.

Саралинские Белки, согласно схеме геоботанического районирования Кузнецкого Алатау В. П. Седельникова (1979), относятся к центральному лугово-болотному району. Именно здесь криволесья имеют наибольшее распространение, что связано в первую очередь с климатическими особенностями района. Для центральной части Кузнецкого Алатау годовое количество осадков составляет 1200—1500 мм, для западного склона хребта — более 2000 мм (Демиденко, 1999). Продолжительность залегания снегового покрова в зависимости от высоты — от 6 до 9 месяцев. Максимальная толщина снега у верхней границы леса составляет 300—450 см (Демиденко, 1999). В среднем для субальпийского пояса она варьирует в пределах 100—150 см. По данным метеостанции Ненастная, средний срок установления устойчивого снежного покрова — 10 октября, а его разрушения — 17 мая.

В целом субальпийский пояс гор в районе исследования характеризуется отрицательными среднегодовыми температурами, продолжительностью залегания снегового покрова, основная масса которого скапливается в нижней части субальпийского пояса. Большое значение в процессе снегонакопления имеет перераспределение снега с вышележащих склонов (Справочник..., 1969).

Сообщества с доминированием *B. tortuosa* Ledeb. представлены в диапазоне высот между 1000 и 1200 м над ур. м. в нижней и средней части субальпийского пояса. Максимальное развитие криволесий приурочено к склонам, защищенным от прямого влияния ветров северных и западных направлений (межгорные котловины, поймы рек), где отмечается максимальное количество осадков (около 2000 мм в год). Большое значение для их развития имеют мощность и продолжительность формирования снежного покрова, предохраняющего землю от промерзания и способствующего становлению определенного травянистого поликарпического мезофитного комплекса, играющего огромную роль в определении физиономических признаков данного типа растительности. В таких условиях формируются горно-лесолуговые субальпийские почвы. Мощность почвенного профиля составляет 120—150 см.

В условиях Алтае-Саянской горной области сообщества с березой извилистой встречаются крайне редко в наиболее гумидных районах Кузнецкого Алатау и Алтая (Золотовский, 1938; Куминова, 1960; Маскаев, 1976; Седельников, 1979,

1988). Первые сведения о распространении здесь данных сообществ принадлежат М. В. Золотовскому (1938), где для северной части Кузнецкого Алатау он приводит высотные уровни их распространения — 1100—1200 м над ур. м., а также описания конкретиых ценозов. В ряде последующих работ было отмечено, что в высокогорьях Алтае-Саянской горной области проходит восточная граница распространения этого вида (Маскаев, 1976; Седельников, 1979), при этом крайним форпостом является Абаканский хр. (Седельников, 1988). При исследованин раетительности Хакасии Ю. М. Маскаев (1976) проводит флороценотический анализ криволесий Кузнецкого Алатау, где им сделана попытка классификации и впервые выделена формация и один класс ассоциаций. Во всех вышеперечисленных работах криволесья рассматриваются в составе типа лесной раетительности.

Наибольшее распространение криволесья, образованные *Betula tortuosa*, имеют на территории Южной Гренландии, Исландии, на Скандинавском и Кольском полуостровах (Корчагин, Корчагина, 1932), а также Южном, Среднем и Северном Урале (Сочава, 1927; Горчаковский, 1966, 1975).

На Скандинавском п-ове и в Хибинах криволесья являются господствующим типом растительности субальпийского пояса. Березняки широким или узким поясом, местами отдельными пятнами среди каменистых осыпей тянутся выше границы соснового или еловго леса. Они поднимаются в среднем до 440—500 м над ур. м., а в наиболее благоприятных условиях — до 550 м. В зависимости от экспозиции склонов, увлажнения, защищенности от ветра видовой состав березняков сильно варьирует. На северных подветренных склонах отмечены березовые криволесья со сплошным мохово-лишайниковым покровом и редким ярусом из голубики, черники, шикши и толокнянки. На южных наветренных склонах видовой состав березняков, особенно в условиях хорошего грунтового увлажнения, значительно обогащается разнотравьем. Как отмечают А. А. Корчагин и М. В. Корчагина (1932), именно в травяниотых березняках встречаются оненъ редкие для Хибинских гор теплолюбивые виды: *Rosa majalis*, *Polystichum lonchitis*, *Populus tremula*.

Betula tortuosa — самый распространенный вид дерева на верхней границе леса высокогорий Урала (Сочава, 1927; Игошина, 1931; Горчаковский, 1966, 1975). Особенио хорошо данные сообщества представлены на Конжаковском и Тылайском Камнях в верховьях рек Катышон, Гаревой и Северного Иова, на северном н восточном склонах Косьвинского Камня. На верхнем пределе распространения лесной растительности *B. tortuosa* в среднем имеет высоту 4—5 м, сомкнутость крон 0.2—0.3.

На Южном Урале расиространены кедрово-березовые криволесья с примесью лиственницы Сукачева (Горчаковский, 1966, 1975), где проективное покрытие травостоя 40—50 % с варьированием от 20 до 90 %. Некоторые исследователи к данному типу растительности относят дубовые (Горчаковский, 1975) и хвойные (Игошина, 1931) сообщества. Исходя из особенностей жизненной формы дуба и кедра, выделение последних в ранге криволесий весьма сомнительно. С продвижением на север в пределах Северного и Полярного Урала (Сочава, 1927; Горчаковский, 1966, 1975) встречаются березовые криволесья, сходные с лесотуидровыми сообществами, с хорошо развитым мохово-лишайниковым напочвенным яруеом. В данном случае основное ядро флоры составляют криофиты-гемигигрофиты и криофиты-мезофиты.

Довольно широко в экологической и геоботанической литературе обсуждались причины изогнутости стволов березы извилистой. В. С. Говорухин (1947) считает, что извилистость является конституционным видовым признаком, сохраняющимся при изменении условий существования. Этим данным противоречат исследо-

вания, проведенные В. Н. Андреевым (1951), который собрал огромный фактический материал о морфологии березы извилистой в более благоприятных условиях, а именно в местобитаиниях, защищенных от ветров, а также при интродуцировании данного вида. Береза в этих условиях имеет высокие, прямые стволы без признаков извилистости. Он пришел к выводу, что извилистость стволов и ветвей определяется экологическими условиями нижней части субальпийского пояса, она возникает при отмирании верхушечных почек вследствие зимнего иссушения, а также деформирующего влияиния огромных масс снега, скапливающихся в нижней части субальпийского пояса (Горчаковский, 1975).

Материалы и методы

Исходным материалом для анализа послужили геоботанические описания, сделанные автором на территории Саралинских Белков Кузнецкого Алатау в 1998 г., а также взятые из фитоценотеки лаборатории экологии и геоботаники Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Всего в анализ вошло 60 геоботанических описаний конкретных фитоценозов.

Флороценотический анализ проводился исходя из ареалогических и поясно-зональных групп видов. Под ценофлорой мы понимаем комплекс видов, прошедших совместный путь ценофлорогенеза, т. е. длительное время развивающихся в определенных эколого-ценотических условиях, имеющий определенную экологическую, ценотическую, географическую, экобиоморфическую структуру, отличную от других комплексов. При выделении ареалогических групп мы руководствовались принципами, изложенными в работах А. В. Куминовой (1960), А. И. Толмачева (1962), Л. И. Малышева (1965), Р. В. Камелина (1973). В зависимости от современного географического раепространения все виды ценофлоры разбиты на 6 групп: 1) голарктическая, 2) евразийская, 3) североазиатская, 4) центральноазиатская, 5) группа видов гор юга Сибири, Северной Монголии, востока Казахстана, иногда проникающих в горы Средней Азии, 6) эндемики Алтае-Саянской горной области. Поясно-зональные группы выделены по преимуществу произрастания видов в определенной зоне или высотном поясе с учетом их фитоценотической значимости. Всего было выделено 6 поясно-зональных групп: высокогорная (В), гипоаркто-альпийская (ГА), бореально-монтанная (БМ), монтанная (М), монтанно-высокогорная (МВ), гипоаркто-монтанная (ГМ).

В основу классификации растительности был положен эколого-исторический подход, детально разработанный В. П. Седельниковым (1988). Он отражает единый процесс формирования флоры и растительности в определенных условиях среды, при этом процессы флоро- и ценогенеза идут под воздействием одних и тех же экологических факторов (Седельников, 1988). Тип растительности принят в трактовке П. Н. Овчинникова (1947) и Р. В. Камелина (1973, 1979) как «флороценотип». Под флороценотипом понимается совокупность растительных формаций, эдификаторы которых прошли общую адаптивную эволюцию под влиянием определенных длительно существующих физико-географических условий. Формации выделялись согласно доминирующим видам. В ассоциацию объединены сообщества, занимающие однородные местообитания, схожие по видовому составу, обилию и активности видов, а также с относительно однородной продуктивностью фитомассы. При обработке описаний использовались программы TURBOVEG (Hennekens, 1996) и TWINSPAN (Hill, 1979). Список флоры сосудистых растений приведен по С. К. Черепанову (1995).

Результаты

Совокупная ценофлора (Седельников, 1988) березовых криволесий насчитывает 99 видов высших сосудистых растений, принадлежащих к 79 родам из 30 семейств. Ведущее положение семейств *Asteraceae* и *Poaceae* подчеркивает бореальный характер рассматриваемых флор. Высокая доля видов сем. *Apiaceae* свидетельствует о тесной связи исследуемой флоры с высокотравными сообществами черневых лесов. Из ареалогических групп ведущее положение занимают голарктическая (31.6 %), евразийская (23.5 %) и североазиатская (28.6 %).

По приуроченности видов к определенной зоне или высотному поясу основу ценофлоры составляют монтанные, бореально-монтанные и высокогорные виды (45.5, 22.2 и 16.2 % соответственно). Ядро высокогорной поясно-зональной группы слагают виды азиатского распространения, из которых существенную роль в сообществах криволесий играют *Betula rotundifolia*, *Viola altaica*, *Schulzia crinita*, *Doronicum altaicum*. Монтанно-высокогорных видов 12, среди них представлены такие ценообразующие, как *Geranium albiflorum*, *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major*, *Calamagrostis langsdorffii*. Наименьшие по численности группы гипоаркто-альпийских (*Salix glauca* и *Omalotheca norvegica*) и гипоаркто-монтанных видов (*Empetrum nigrum* s. l., *Viola biflora*).

Большую роль в формировании ценофлоры играют виды, отнесенные Р. В. Камелиным (1998) к высокотравному элементу флоры Алтае-Саянской горной страны (*Aconitum septentrionale*, *Adenophora lamarckii*, *Anthriscus sylvestris*, *Bupleurum longifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Heracleum dissectum*, *Lilium pilosiusculum*, *Pleurospermum uralense*, *Ranunculus propinquus*, *Veratrum lobelianum* и др.). Из видов горно-таежного пояса часто встречаются *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Abies sibirica*, *Bergenia crassifolia*, *Calamagrostis obtusata*, *Cerastium pauciflorum*, *Dryopteris carthusiana*, *Linnaea borealis*, *Lonicera altaica*, *Maianthemum bifolium*, *Phegopteris connectilis*, *Pinus sibirica*, *Ribes atropurpureum*, *Sorbus sibirica*, *Trientalis europaea*.

В целом на территории Кузнецкого Алатау флороценотип летне-зеленых мелколиственных криволесий с *Betula tortuosa* представлен 2 формациями и 6 ассоциациями (см. таблицу). Краткая схема выглядит так:

Флороценотип: Летне-зеленые мелколиственные криволесья
Формация: Пихтово-березовая с высокотравьем
Асс.: Полидоминантная (*Geranium albiflorum*, *Poa sibirica*, *Athyrium distentifolium*, *Saussurea latifolia*, *Stemmacantha carthamoides*)
Асс.: Папоротниково-березовая (*Athyrium distentifolium*)
Асс.: Гераниево-березовая (*Geranium albiflorum*)
Асс.: Горькушево-березовая (*Saussurea latifolia*)
Формация: Кустарниково-березовая
Асс.: Кустарниково-березовая с *Vaccinium myrtillus*
Асс. с *Linnaea borealis* и *Carex cinerea*.

<u>Формация пихтово-березовая с высокотравьем</u> (см. таблицу, оп. 1—15). Данные сообщества довольно широко распространены на исследованной территории Кузнецкого Алатау в средней и нижней частях субальпийского пояса, они занимают выровненные склоны западной и северо-западной экспозиции крутизной 3—7°. Выходы коренных пород не значительны, лишь изредка встречены зарастающие валуны. Почвы автоморфные, хорошо дренированные.

Древостой высотой 3—5 (максимум 8 м). Сомкнутость крон не превышает 0.2—0.3. В древесном ярусе с *Betula tortuosa* содоминирует *Abies sibirica*, иногда в небольшом количестве примешивается *Pinus sibirica*. Нижняя часть березы на-

Летне-зеленые мелколиственные криволесья Кузнецкого Алатау

Формация	Пихтово-березовая с высокотравьем															Кустарниково-березовая							Группы видов	
Ассоциации	а			б					в				г			д			е			ж	Аг	Пз
Количество видов	36	49	36	36	43	42	43	36	33	40	37	35	33	29	39	40	36	38	39	33	37	25		
Проективное покрытие	95	100	100	90	95	95	100	95	95	95	95	95	95	100	100	95	100	95	90	90	95	90		
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22		
Betula tortuosa	30	25	30	20	35	30	25	30	35	30	30	25	30	40	30	25	40	35	30	25	40	30	2	В
Abies sibirica	5	1	1	1	1	1	2	1	10	1	1	1	2	2	1	1	5	2	1	2	1	2	3	М
Geranium albiflorum	30	45	50	5	5	7	5	5	4	2	5	15	20	10	5	1	2	1	2	5	2	1	3	МВ
Athyrium distentifolium	5	2	1	20	30	20	30	25	.	.	.	1	1	.	1	1	3	1	.	.	.	7	1	В
Saussurea latifolia	1	4	1	7	5	1	1	1	20	40	35	45	5	10	10	1	1	1	.	.	.	.	5	М
Veratrum lobelianum	.	4	10	.	1	5	2	1	1	5	7	10	20	10	10	.	.	1	1	.	.	1	2	МВ
Euphorbia pilosa	5	10	7	5	5	10	4	5	5	8	10	4	10	1	10	.	.	.	.			.	3	М
Anemonoides altaica	5	1	.	1	2	5	1	1	.	1	.	5	10	10	1	.	.	.	.	.	.	.	2	М
Stemmacantha carthamoides	2	8	7	2	5	4	4	10	5	5	2	2	2	1	10	1	2	1	.	.	.	.	5	В
Primula pallasii	5	4	3	1	1	.	1	1	1	1	1	2	9	5	2	.	.	1	1	.	1	.	3	М
Heracleum dissectum	1	1	5	1	1	1	1	1	1	1	7	10	1	2	8	.		.	.	.	.	.	3	М
Doronicum altaicum	7	10	5	1	1	1	1	8	1	1	1	1	1	2	8	.		.	.	.	.	1	5	В
Anthriscus sylvestris	5	1	1	1	.	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	1	МВ
Aconitum septentrionale	1	1	1	1	1	1	1	.	4	1	1	10	1	1	5	.	.	.	.		.	.	2	М
Ranunculus grandifolius	5	1	1		1	.	1	1	1	1	1	.	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	5	М
Chamaenerion angustifolium	1	1	1	.	.	4	1	1	.	1	1	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	1	М
Lathyrus gmelinii	1	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.	.	3	М
Bupleurum longifolium	.	1	1	.	1	1	1	1		1	1	10	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	М
Lamium album	1	1	1	.		.	1	.		1	1	.	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	1	МВ
Corydalis bracteata	1	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	1	.	3	М
Pedicularis incarnata	1	1	.	1	1	1	5	.	.	1	1	1	1	2	.	.	.	.	.	.	.	1	3	М
Polemonium coeruleum	1	1	.	.	1	1	1	1	.	1	1	.	8	5	1	.	.	.	.	.	.	.	2	МВ
Thalictrum minus	1	1	.	1	.	1	1	1	.	4	.	1	+	1	1		.	.	1	.	.	1	1	МВ

Aquilegia glandulosa	1	4	2	1	.	8	1	1	.	1	2	1	1	4	5	4	.	.	.	.	.	.	4	В
Carex aterrima	.	.	1	1	.	5	1	5	.		1	1	.	1	1	.		.	.	.	.	.	3	В
Rumex alpestris	.	2	1	.	1	1	4	1	1	1	1	1	1	1	5	1	.	.	.	.		1	2	ГМ
Crepis lyrata	.	1	1	1	2	.	1	.	3	1	1	1	1		.	1	1	.	.	1		.	3	М
Cirsium heterophyllum	1	+	+	+	1	+	+	+	1	1	1	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	2	МВ
Solidago virgaurea	1	1	1	.	1	.	1	.	1	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	1	2	МВ
Senecio nemorensis	1	.	.	.	1	1	.	1	1	1	1	1	.	.	1	.	.	1	.	.	.	.	2	М
Pedicularis compacta	1	1	1	.	1	1	.	.	.	1	.	1	1	1	.	5	1	1	1	1	1	.	3	В
Viola altaica	1	2	.	2	1	.	1	1	1	.	1	1	.	.	1	1	1	.	1	1	2	.	5	В
Bistorta major	1	1	4	1	1	1	1	.	1	1	2	.	1	1	10	1	1	.	1	1	1	1	2	МВ
Viola biflora		1	1	1	1	1	2	1	4	1	1	10	.	.	10	1	1	1	1	1	1	1	1	ГМ
Trollius asiaticus	1	1	1		1	1	4	1	1	1	1	2	1	1	.	.	1	1	1	1	1	.	3	МВ
Allium schoenoprasum	1	1	1	.	1	5	5	5	.	1	.	1	.	.	10	1	1	.	1	2	1	.	1	М
Erythronium sibiricum	12	1	1	1	1	1	1	.	1	1	2	.	1	1	.	4	1	2	1	2	1	.	6	М
Poa sibirica	5	1	5	2	1	10	5	10	1	2	5	2	5	5	10	1	1	2	1	5	1	1	3	М
Salix glauca		.		.	.	1	.	.	1	1	1	1	1	.	.	1	2	2	2	2	2	.	1	ГА
Vaccinium myrtillus				.	.	4	1	5		1	.	1	.	.	1	2	5	1	30	25	30	10	1	БМ
Betula rotundifolia	.	.	.	.	1	.	.			.	.	.	.	.	.	25	20	20	15	20	15	.	6	В
Lonicera altaica	.	.			.	5	.	.		.		.	1	1	5	5	15	5	6	5	6	1	3	М
Solidago dahurica		1		.	1	1	2	1	.			.	.	.	.	1	1	.	1	1	1	.	3	БМ
Empetrum nigrum s. l.		.	.	.	.				.	.	.		.	.	.	2	1	2	5	10	10	.	1	ГМ
Carex cinerea	.	.	.	1			.		2		.	.	.	.	.	5	8	4	9	4	8	.	1	М
Linnaea borealis		.	.	.	.	.	.		.		.	.	.	.	.	12	10	4	7	4	4	.	1	БМ
Schulzia crinita	.	1	.	.	1	.	.		.		.	.	.	.	.	1	1	2	9	2	6	.	5	В
Anthoxanthum alpinum	.		.	.	1	.	.	.		.	.	.	.	.	5	1	2	2	2	.	2	3	2	В
Saussurea frolowii	+	.	.		+		.			.	+	.	.	1	.	1	2	1	1	+	1	1	5	В
Trisetum altaicum	.	.	.	.	.	.	.	.		1	.	.	.	.	.	1	2	1	2	2	2	.	5	В
Oberna behen	.	.	.	.		1	1	1		1	.	.	.	.	.	.	1	1	2	.	2	.	1	М
Omalotheca norvegica		1	.	.	1	.	.	.	.	.		1	.	.	1	2	1	1	1	2	1	.	1	ГА
Vaccinium vitis-idaea			.			.	.				.	.	.	.	.	1	.	1	1	2	3	.	1	БМ
Calamagrostis purpurea		.	.		.		.				.	.	.	.	.	1	1	1	1	1	1	.	1	БМ
Carex altaica	.	1	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	1	1	1	.	1	В
C. globularis		.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	1	1	1	.	2	БМ
Dianthus superbus	.		.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	1	.	1	.	2	М

Продолжение таблицы

Формация	Пихтово-березовая с высокотравьем															Кустарниково-березовая							Группы видов	
Ассоциации	а			б				в				г			д			е			ж	Аг	Пз
Количество видов	36	49	36	36	43	42	43	36	33	40	37	35	33	29	39	40	36	38	39	33	37	25		
Проективное покрытие	95	100	100	90	95	95	100	95	95	95	95	95	95	100	100	95	100	95	90	90	95	90		
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22		
Bergenia crassifolia	.	1	.	1	.	.	.	.	.		.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	30	3	М
Sorbus sibirica	.	.	.	.	.	5	.	10	.		.	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	3	2	БМ
Pinus sibirica	.	1	2	.	1	.	.	.	1		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	3	М
Maianthemum bifolium	1	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	2	БМ
Gymnocarpium dryopteris	.	.	.	.	.	.	.	1	.		.	.	.	.	5	.	.	.	.	.		1	1	БМ
Phegopteris connectilis	.	.		.	.	.					.	.	.	.	1	.	.	.	.		.		1	БМ
Cerastium pauciflorum		.	.	1	.	.	.	.		.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	3	М
Milium effusum		1	1		.	.	.	.		1		.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	1	БМ
Lilium pilosiusculum	1	.	.	1	.	1	1		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	БМ
Swertia obtusa		1			.		.	.		.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.		3	В
Crepis sibirica		.					.		.		.		.	.	1				.	.	.		2	БМ
Pulmonaria mollis		1	.	.			.	.	1		.	.	.	.	.	.			.	.	1	.	3	М

Примечание. Все описания выполнены на территории Саралинских Белков Кузнецкого Алатау в июле 1998 г. Обилие указано в процентах. Виды с проективным покрытием <1 % обозначены точкой, в скобках указаны номер(а) описания; ареалогическая группа, поясно-зональная группа: *Anthoxanthum odoratum* (2; 2, В), *Aconitum baicalense* (5; 3, М). *Angelica sylvestris* (6, 9; 2, М), *Atragene sibirica* (18, 19; 3, М), *Dryopteris expansa* (4; 1, БМ), *Hieracium dublizkii* (17; 5, М), *Oxalis acetosella* (3, 7, 22; 1, М), *Rubus saxatilis* (2, 22; 3, М), *Saxifraga aestivalis* (22; 3, М), *Spiraea chamaedrifolia* (4, 6, 11; 3, МВ), *Trientalis europaea* (18; 2, М), *Valeriana officinalis* (9; 1, БМ), *Allium microdictyon* (2, 8, 19—21; 2, МВ), *Achillea millefolium* (22; 1, БМ), *Adoxa moschatellina* (10; 3, БМ), *Calamagrostis langsdorffii* (4, 6; 1, БМ), *Adenophora lamarckii* (21; 5, М), *Calamagrostis obtusata* (5, 14; 2, БМ), *Caltha palustris* (16, 19; 1, М), *Dryopteris carthusiana* (3, 5; 1, БМ), *Myosotis krylovii* (4, 8, 11, 12, 18; 3, М), *Pleurospermum uralense* (5, 9; 2, М), *Rubus idaeus* (11, 17; 3, М), *Angelica decurrens* (7, 15; 3, М), *Cacalia hastata* (3, 4, 6; 3, М), *Cerastium davuricum* (12; 3, М), *Ribes atropurpureum* (3, 13, 19; 3, М), *Ranunculus propinquus* (1, 8, 19; 5, БМ), *Paeonia anomala* (9, 18, 21; 2, М), *Lycopodium annotinum* (7, 22; 1, БМ). Ассоциации: а — гераниево-березовая, б — папоротниково-березовая, в — горькушево-березовая, г — полидоминантная, д — кустарниково-березовая, е — кустарниково-березовая с *Vaccinium myrtillus*, ж — бадановая. Группы видов: Аг — ареалогические, Пз — поясно-зональные (пояснение в тексте).

клонена в обратную сторону от склона, что является результатом воздействия перераспределяющихся с вышележащих участков снежных масс. Диаметр стволов от 8 до 15 см. Средний возраст *B. tortuosa* 80 лет. Кустарниковый ярус практически не развит, иногда отдельными экземплярами присутствуют *Lonicera altaica* (высотой до 100 см) и *Sorbus sibirica* (высотой до 2 м). Данная формация представлена 4 ассоциациями: полидоминантно-крупнотравной, папоротниковой, гераниевой и горькушевой.

Ассоциация полидоминантная (*Geranium albiflorum*, *Poa sibirica*, *Athyrium distentifolium*, *Saussurea latifolia*, *Stemmacantha carthamoides*) (см. таблицу, оп. 13—15). Встречается в нижней и средней частях субальпийского пояса по пологим склонам и выпуклым элементам межгорных депрессий. В силу пышного травостоя для большинства данных ценозов характерио отсутствие его ярусной дифференциации (проективное покрытие 90—100 %). Средняя видовая насыщенность — 34 вида на 100 $м^2$. Невозможно выделить какой-либо один доминирующий вид, так как даже на незначительной площади обильны несколько видов. Содоминирующими видами большинства сообществ являются *Geranium albiflorum*, *Poa sibirica*, *Athyrium distentifolium*, *Saussurea latifolia*, *Euphorbia pilosa*, *Stemmacantha carthamoides*, *Doronicum altaicum*, *Aconitum septentrionale*, *Heracleum dissectum*. Как и для большинства высокотравных сообществ, для данных березовых криволесий характерна эфемероидная синузия неморальных реликтов — *Primula pallasii*, *Erythronium sibiricum*, *Corydalis bracteata* и *Anemonoides altaica*. Кустарниковый ярус не выражен. Единично встречается *Betula rotundifolia*.

Ассоциация папоротниково-березовая (*Alhyrium distentifolium*) (см. таблицу, оп. 4—8) тяготеет к нижней части субальпийского пояса на склонах крутизной более 10°, практически примыкая к верхней границе леса. Увлажнение почвы обильное за счет подтока влаги с вышележащих территорий. Кустарниковый ярус не выражен. Проективное покрытие *Athyrium distentifolium* составляет 60—80 %. Папоротник разрастается в виде многочисленных полос, ориентированных поперек склона. Характерной особенностью сообществ, отличающих их от вышеописанных ценозов, является хорошее развитие подстилки из отмерших вай папоротников, которая способна сохраняться в течение всего вегетационного сезона. Из высокотравья наибольшую активность имеют *Stemmacantha carthamoides*, *Euphorbia pilosa*, *Anemonoides altaica*, *Geranium albiflorum*. Для папоротниково-березовых криволесий характерна синузия эфемероидов из *Corydalis bracteata*, *Erythronium sibiricum*, *Anemonoides altaica*. Напочвенный мохово-лишайниковый покров не выражен. Единично встречаются *Cladonia arbuscula*, *C. stellaris*, *C. rangiferina*, *C. macroceras*, *C. amaurocraea*, *Cetraria islandica*. На территории Кузнецкого Алатау данные сообщества были описаны N. Ermakov et al. (2000) в ранге ассоциации Abieteto sibiricae—Athyrietum distentifoliae, класса Mulgedio—Aconitetea.

Ассоциация гераниево-березовая (*Geranium albiflorum*) (см. таблицу, оп. 1—3) на территории Саралинских Белков встречается довольно редко, при этом, занимая небольшие участки выпуклых элементов рельефа нижней и средней части субальпийского пояса. Древостой относительно одновозрастный, кроме березы извилистой единично встречаются кедр и пихта. Сомкнутость крон 0.1—0.2. Кустарниковый ярус не выражен. Травянистый покров 2-ярусный, среднее проективное покрытие — 80 %, видовая насыщенность около 35 видов на 100 $м^2$. Первый ярус высотой 1.5—2.0 м образован видами высокотравного комплекса, на долю которых приходится 20—30 %: *Veratrum lobelianum*, *Saussurea latifolia*, *Stemmacantha carthamoides*, *Heracleum dissectum*, *Aconitum septentrionale*, *Bupleurum longifolium*. Второй ярус образован *Geranium albiflorum* с незначительным участием *Euphorbia*

pilosa, *Doronicum altaicum*, *Trollius asiaticus*, *Pedicularis incarnata*, *Rumex alpestris*, *Saussurea frolovii*. На *Geranium albiflorum* приходится до 50 % от общего проективного покрытия. Сразу после стаивания снега, как и в вышеописанных сообществах, зацветают представители неморального комплекса. Мохово-лишайниковый покров не образует сомкнутого яруса.

Криволесья горькушево-березовой (*Saussurea latifolia*) ассоциации (см. таблицу, оп. 9—12) ириурочены к пологим днищам межгорных котловин, к выровненным склонам крутизной 4—5°. В весенний период из-за постоянного стока воды с выше лежащих участков склона для данных сообществ характерно временное переувлажнение почвы. В древесном ярусе кроме *Betula tortuosa* в значительном обилии присутствует *Abies sibirica*. Кустарниковый ярус высотой до 1 м выражен слабо, чаще всего он образован *Salix glauca*, занимающей до 10 % всей площади. Травостой высотой до 150 см (проективное покрытие 95 %) представлен видами как лугово-лесного, так и субальпийского высокотравья. Основными содоминантами его выступают *Geranium albiflorum*, *Poa sibirica*, *Euphorbia pilosa*, *Stemmacantha carthamoides*, *Doronicum altaicum*, *Aconitum septentrionale*, *Heracleum dissectum*. С малым обилием, но с высокой встречаемостью присутствуют *Trollius asiaticus*, *Pedicularis incarnata*, *Rumex alpestris*, *Polemonium caeruleum*, *Aquilegia glandulosa*, *Crepis lyrata*. Средияя аидовая насыщенность — 36 видов на 100 м^2.

Формация кустарниково-березовые криволесья (см. таблицу, оп. 16—21). Формация представлена 2 ассоциациями: кустарниково-березовой с *Vaccinium myrtillus* и с *Linnaea borealis* и *Carex cinerea*. Сообщества даиной формации встречаются по берегам горных рек нижней и средней части субальпийекого пояса, где находятся в непосредственном контакте с низкотравными субальпийскими лугами, но занимают более возвышенные участки. Застойное увлажнение отсутствует. Каменистость выражена слабо, лишь местами имеются незначительные выходы коренных пород. При уменьшении высоты *Betula tortusa* до 4—5 м увеличивается ее многоствольность. К *B. tortuosa* в незначительном количестве примешивается *Abies sibirica*, равномерно распределяясь по площади цсноза. Подрост березы одновозрастный. Деревца до 150 см выс. имеют полегающие стволы. Ветки узловатые, что, вероятно, связано с периодическим нарушением апикальных меристем. Прироста пихты не обнаружено. Кустарниковый ярус до 120 см выс. слагается *Betula rotundifolia*, *Lonicera altaica* и *Salix glauca*. Березка круглолистная образует небольшие пятна, в среднем занимающие до 15 % площади. Проективное покрытие жимолости алтайской варьирует в пределах от 6 до 15 %. Для нее чаще характерно диффузное распределение по ценозу. Ива сизая большой роли в сложении кустарникового яруса не играет, отдельные особи вкрапливаются в заросли березки крутлолистной. Ее проективное покрытие в среднем составляет 2 %.

В таких сообществах происходит выпадение крупнотравного комплекса. Средняя высота травостоя до 50 см. В качестве доминанта нижнего яруса выступает голарктический бореально-монтанный кустарничек *Vaccinium myrtillus*, проективиое покрытие которого достигает 30 %. При незначительном обилии, но с высоким постоянством к чернике примешивается *Empetrum nigrum* s. l. При анализе флористического состава четко выделилась группа видов, характерных для этой ассоциации: *Carex cinerea*, *C. altaica*, *C. globularis*, *Schulzia crinita*, *Trisetum altaicum*, *Pedicularis compacta*, *Anemonastrum narcissifolim*, *Calamagrostis purpurea*, *Dianthus superbus*, *Vaccinium vitis-idaea*. С высоким постоянством, но с малым обилием присутствуют *Linnaea borealis*, *Anthoxanthum alpinum*, *Oberna behen*, *Omalotheca norvegica*,

Allium shoenoprasum, *Bistorta major*, *Trollius asiaticus*, *Solidago dahurica*, *Milium effusum*, *Viola altaica*, *Geranium albiflorum*, *Poa sibirica* и др. Общее проективное покрытие травостоя варьирует в пределах от 70 до 85 %. Из высокотравья с небольшим обилием и постоянством встречены *Saussurea latifolia*, *Stemmacantha carthamoides*, *Athyrium distentifolium*. Средняя видовая насыщенность 37 видов на 100 м^2. Напочвенный мохово-лишайниковый покров развит слабо. Отдельными небольшими пятнами, в основном под пологом кустарников, обнаружены следующие виды: *Cladonia rangiferina*, *C. macroceras*, *Cetraria islandica*.

<u>Ассоциация кустарниково-березовые криволесья с *Vaccinium myrtillus*</u> (см. таблицу, оп. 19—21). Сообщества распространены в нижней части субальпийского пояса преимущественно по пологим склонам, примыкающим к долинам горных рек. В нижней части они контактируют с темнохвойной тайгой, в верхней — с субальпийскими лугами и высокотравьем. Почвы хорошо дренированные, каменистые (15 % от общей площади).

Средняя высота *Betula tortuosa* 5 м, стволы сильно изогнуты, нижняя их часть прилегает к почве под углом 40—60°. Сомкнутость древостоя 0.1—0.2. К *B. tortuosa* обычно в небольшом количестве примешивается *Abies sibirica*. Прироста *B. tortuosa* не обнаружено. Кустарниковый ярус (1.5 м выс.) образован *Betula rotundifolia* и *Lonicera altaica*. *B. rotundifolia* образует пятна, занимающие 15—20 %, жимолость алтайская в сообществах распределена равномерно.

Травянистый ярус имеет высоту 40—50 см, проективное покрытие 60—80 %. Средняя видовая насыщенность — 36 видов на 100 м^2, распределение их по площади равномерное, лишь доминирующий вид формирует обширные нятна. В качестве содоминанта к *Vaccinium myrtillus* иримешивается *Empetrum nigrum* s. l., *Carex cinerea*, *Linnaea borealis* и *Schultzia crinita*. Постоянными, но малообильными являются *Anthoxanthum alpinum*, *Saussurea frolowii*, *Trisetum altaicum*, *Oberna behen*, *Omalotheca norvegica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis purpurea*, *Carex altaica*, *C. globularis*, *Dianthus superbus*. Мохово-лишайниковый покров не выражен.

<u>Ассоциация кустарниково-березовая</u> (см. таблицу, оп. 16—18). Данные криволесья по структуре древостоя и растительного покрова схожи с кустарниково-березовыми криволесьями *Vaccinium myrtillus*. В некоторых случаях возрастает роль *Abies sibirica* (см. таблицу, оп. 17). Сообщества этой ассоциации приурочены к нижней части субальпийского пояса, непосредственно контактируя с тайгой. В отличие от вышеописанных ценозов занимают более возвышенные дренированные участки, поэтому травостой обогащен представителями высокотравного комплекса — *Athyrium distentifolium*, *Saussurea latifolia*, *Stemmacantha carthamoides*, *Cirsium heterophyllum* и другими, а также видами субальпийских и альпийских лугов — *Aquilegia glandulosa*, *Rumex alpestris*. *Linnaea borealis* (10—12 %) чаще всего приурочена к небольшим кочкам, покрытым мхом. Иногда в кустарниковом ярусе возрастает участие *Lonicera altaica* (см. таблицу, оп. 17), тогда она распределена по площади в виде куртин.

На территории Саралинских Белков в нижней части субальпийского пояса нами описано сообщество с доминированием в травянистом ярусе *Bergenia crassifolia* (см. таблицу, оп. 22). Определенной приуроченности данного сообщества к экспозиции склонов не выявлено, но они встречаются на более крутых склонах (10—15°). Почвы сухие, каменистые, часто с выходом материнских пород. Напочвенный покров из хвои и старики до 4 см. Древостой разреженный, сомкнутость крон 0.1—0.2. К *Betula tortuosa* в небольшом количестве, но с высоким постоянством примешиваются *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* (см. таблицу, оп. 22). Высота древесного яруса

5—7 м. Стволы берез изогнуты и полегают в разных направлениях. Подрост березы небольшой, его проективное покрытие менее 1 %.

Из кустарников представлены *Sorbus sibirica* и *Lonicera altaica*, их среднее проективное покрытие не превышает 2 %. В травянистом ярусе доминантом выступает бадан толстолистный (*Bergenia crassifolia*), дающий 30 % от общего проективного покрытия (70 %). В основном он концентрируется под пологом деревьев и возле каменистых выходов. Содоминантами выступают *Vaccinium myrtillus* (с проективным покрытием 10 %) и *Athyrium distentifoium*, формирующий характерные заросли в виде отдельных полос. Он же совместно с *Poa sibirica*, *Saussurea latifolia*, *Lilium pilosiusculum*, *Calamagrostis langsdorffii* образует 1-й ярус до 120 см выс. Средняя высота 2-го яруса 50 см, здесь сосредоточена основная масса травостоя; на его долю приходится до 40 % всего покрытия (*Lycopodium annotinum*, *Bistorta major*, *Rumex alpestris*, *Pedicularis incarnata*, *Solidago virgaurea*, *Doronicum altaicum*). Средняя видовая насыщенность сообществ — 26 видов на 100 м^2. Мохово-лишайниковый покров не развит.

Исходя из проведенного анализа необходимо отметить, что формирование криволесий связано, в первую очередь, с высоким годовым количеством осадков, мощным снеговым покровом в зимнее время и подточным увлажнением в летнее. На территории Кузнецкого Алатау проходит юго-восточная граница распространения сообществ с *Betula tortuosa*. Для выделенных формаций характерен ряд особенностей. Во-первых, их топологическая разобщенность. Как правило, пихтово-березовые сообщества с высокотравным комплексом приурочены к более возвышенным выровненным участкам, произрастая в комплексе с субальпийскими лугами и высокотравьем. Кустарниково-березовые криволесья тяготеют к нижней части субальпийского пояса, где формируются вдоль берегов горных рек и ручьев, в непосредственной близости с верхней границей леса. Во-вторых, сообщества данных формаций отличаются ритмикой развития. Криволесья с развитым высокотравным покровом освобождаются от снегового покрова и начинают вегетировать быстрее, чем кустарниково-березовые сообщества.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 04-04-48357, 04-04-63096).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н. Опыт многолетних культур растсний тундры в Москве // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 6. С. 651—655.

Говорухин В. С. Динамика и климатические колебания на Крайнем Севере // Изв. Всесоюзн. геогр. об-ва. М., 1947. № 3. С. 25—34.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорного Урала // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. 1966. Вып. 48. С. 3—269.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 283 с.

Демиденко Н. В. Климат // Заповедник Кузнецкий Алатау. Кемерово, 1999. С. 55—58.

Золотовский М. В. Очерк растительности Алтайского государственного заповедника // Тр. заповедника. М., 1938. Вып. 2. С. 5—93.

Игошина К. Н. Высокогорная растительность Среднего Урала // Журн. бот. об-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 3—69.

Камелин Р. В. Флористический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 355 с.

Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии // Комаровские чтения. Л., 1979. Т. 31. 117 с.

Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.

Клеопов Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Матер. по истории флоры и растительности СССР. Л., 1941. Т. 1. С. 183—256.

Корчагин А. А., Корчагина М. В. Растительность Хибинских гор // Путеводитель по Хибинским тундрам. Л., 1932. С. 95—106.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М., 1961. 236 с.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л., 1965. 367 с.

Маскаев Ю. М. Леса // Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. С. 153—216.

Овчинников П. Н. О принципах классификации растительности // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР. 1947. Вып. 2. С. 18—23.

Седельников В. П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск, 1979. 168 с.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 223 с.

Сочава В. Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хульги // Тр. бот. музея. 1927. Т. 21. С. 1—79.

Справочник по климату СССР. Л., 1969. Вып. 21. Ч. 4. 284 с.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 155 с.

Толмачев А. И. Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Проблемы ботаники. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 55—65.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Ermakov N., Shaulo D., Matseva T. The class Mulgedio-Aconitatea in Siberia // Phytocoenologia. 2000. Vol. 30 (2). Berlin—Stuttgart, 2000. P. 145—192.

Hennekens S. M. TURBO(VEG). Software packs age for input, processing, and presentation of phytosociological data, User's guide. Lancaster, 1996. 59 p.

Hill M. O. DECORANA and TWINSPAN for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77. Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology. 1979. 58 p.

SUMMARY

Original crook-stem birch forests dominated by *Betula tortuosa* were described in Kuznetsky Alatau high mountains. The southeastern border of these communities' range is located there. In taxonomic respect, the coenotype of small-leaved crook-stem birch forests is represented by two formations and four associations. Generally, the coenoflora of crook-stem birch communities includes 99 species of higher vascular plants which belong to 79 genera of 30 families. These uncommon for Altai-Sayan mountain region communities play a significant role in forming superhumin high mountains subalpine belt's landscape pattern.

© И. В. Блинова,[1] П. В. Куликов[2]

ХАРАКТЕРИСТИКА ОНТОГЕНЕЗА *CALYPSO BULBOSA* (*ORCHIDACEAE*)

I. V. BLINOVA, P. V. KULIKOV. THE DISTINGUISHING OF ONTOGENETIC STAGES IN *CALYPSO BULBOSA* (*ORCHIDACEAE*)

[1] Полярно-Альпийский ботанический сад-институт,
184530 Кировск 6, Мурманская обл.
E-mail: ilona@aprec.ru
[2] Ботанический сад УрО РАН,
620144 Екатеринбург
Поступила 19.04.2005
Окончательный вариант получен 30.11.2005

Дается характеристика онтогенеза у *Calypso bulbosa*, редкого таежного вида из сем. *Orchidaceae*. Подробно описаны латентный, прегенеративный и генеративный возрастные периоды на основании многолетних наблюдений, проведенных вблизи южной и северной границ ареала этого вида. Выявлены морфометрические различия особей в популяциях разных климатических зон. Предложено проводить локальную калибровку количественных признаков особей при использовании классической методики для выделения онтогенетических состояний.

Ключевые слова: *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Orchidaceae*, северная и южная границы ареала, Средний Урал, Свердловская обл., Мурманская обл.

Calypso bulbosa (L.) Oakes — циркумполярный бореальный вид, связанный с фитоценозами зеленомошных хвойных лесов (Невский, 1935; Толмачев, 1954; Luer, 1975; Moore, 1980; Dressler, 1981; Wood, 1986). Этот вид, будучи весьма уязвимым к антропогенным воздействиям на таежные фитоценозы, быстро исчезает по всему ареалу, значительная часть которого (в том числе почти весь ареал типовой разновидности *C. bulbosa* var. *bulbosa*) расположена на территории России. По-видимому, *C. bulbosa* следует рассматривать как вид, которому угрожает исчезновение в глобальном масштабе. Вид внесен в Красные книги СССР (1984), РСФСР (1988), во многие региональные Красные книги и Списки редких видов растений (Council..., 1983). Для организации мер по охране необходимо подробное исследование биологических особенностей этого исчезающего вида. Эффективные способы длительного поддержания *C. bulbosa* в культуре до сих пор не разработаны (Wood, 1986; Куликов, 1995).

Многие своеобразные особенности биологии этого вида связаны с его тропическим происхождением. *C. bulbosa* принадлежит к числу наиболее древних тропикогенных элементов флоры тайги, «археофитов», тесно связанных с моховым ярусом (бриофилы) (Хохряков, 1965; Мазуренко, Хохряков, 1989; Виноградова, Филин, 1993).

C. bulbosa — поликарпический травянистый многолетник с однотипными годичными побегами. Относится к растениям, развивающимся по озимому типу (Серебряков, 1959). Взрослое растение часто (особенно в южных районах распространения) представляет собой систему симподиальных годичных побегов. Является представителем стеблеклубневой жизненной формы (Серебряков, 1962). Базальная часть побега *C. bulbosa* утолщена и образует, как и у представителей тропических подсемейств *Epidendroideae* и *Vandoideae*, «туберидий» (Тахтаджян, 1987) или, менее точно, «псевдобульбу». В основании годичного побега имеются 1—3 (чаще 2, в северных районах ареала обычно 1) придаточных корня, закладывающихся в период внутрипочечного развития побега (Currah et al., 1988; Куликов, 1994; Блинова, 1995; Баталов, 2000). Нижние метамеры годичного побега несут чешуевидные листья и почки возобновления.

Хотя целый ряд аспектов биологии *C. bulbosa* ранее изучался в различных районах огромного ареала (опыление — Mosquin, 1970; Ackerman, 1981; микориза — Currah et al., 1988; начальные стадии онтогенеза в природных условиях — Виноградова, Филин, 1993; Виноградова, 1999 — и в культуре *in vitro* — Harvais, 1974; Linden, 1980; Arditti et al., 1981; Smreciu, Currah, 1989; Куликов, Филиппов, 1998; Андронова и др., 2000; популяционная динамика — Пучнина, Захарченко, 1994; Куликов, 1997; Виноградова, 1998; Быченко, 2003), многие важные особенности биологии этого вида до сих пор исследоваиы недостаточио. Так, не имеется точных сведений о продолжительности различных фаз жизненного цикла и о влиянии географических и фитоценотических факторов на ход онтогенеза *C. bulbosa.* Т. Н. Виноградова (1998) даже высказывала точку зреиия о субъективности выделения онтогенетических состояний у этого вида по хорошо зарекомендовавшей себя методике, учитывающей число жилок листа.

Цель данной работы — сравнение возрастных состояний *C. bulbosa* в разных климатических районах, соответствующих северной и южной границам его ареала.

Материал и методика

Исследования проводили в течение ряда лет (1991—1996 гг.) в двух различных районах: на Среднем Урале (Свердловская обл.) и за Полярным Кругом (Мурманская обл.). При периодизации онтогенеза *C. bulbosa* и выделении возрастных состояний использовали общепринятые методики (Работнов, 1947, 1950а, б; Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988) с учетом имеющихся разработок для орхидных (Вахрамеева, Денисова, 1983).

В ценопопуляциях *C. bulbosa* морфометрические показатели определяли в период цветения у 10—30 особей каждой возрастной групиы с последующей статистической обработкой. При анализе прорастания семян и развития проростков *in vitro* использовали методы, широко применяемые при семенном размножении орхидных (Arditti, 1982; Fast, 1982).

Результаты и обсуждение

Латентный период. Коробочки *C. bulbosa* содержат от 7.4 (данные Блиновой) до 9.5 тыс. (Воробьева и др., 1994) чрезвычайно мелких и летучих семян светло-коричневой окраски. Зрелое семя веретеновидной формы и состоит из прозрачной тесты и яйцевидного зародыша (рис. 1).

Рассеивание семян происходит в середине лета (июле) на Среднем Урале и в начале осени (сентябре) на Кольском п-ове. Остается пока не выясненным, происходит ли прорастание сразу после попадания семян в лесную подстилку или же они сохраняются в жизнеспособном состоянии в течение осени и зимы и прорастают следующей весной.

Прегенеративный период. Данные о ранних этапах развития этого вида получены из экспериментов в культуре *in vitro.* Как и у всех орхидных, проростки *C. bulbosa* проходят в своем развитии гетеротрофную фазу, во время которой питаются исключительно за счет эндофитного гриба. У большинства видов подсем. *Epidendroideae* (в том числе внетропических *Malaxideae*) протокормы вскоре после прорастания начинают синтезировать хлорофилл и переходят к мисо-

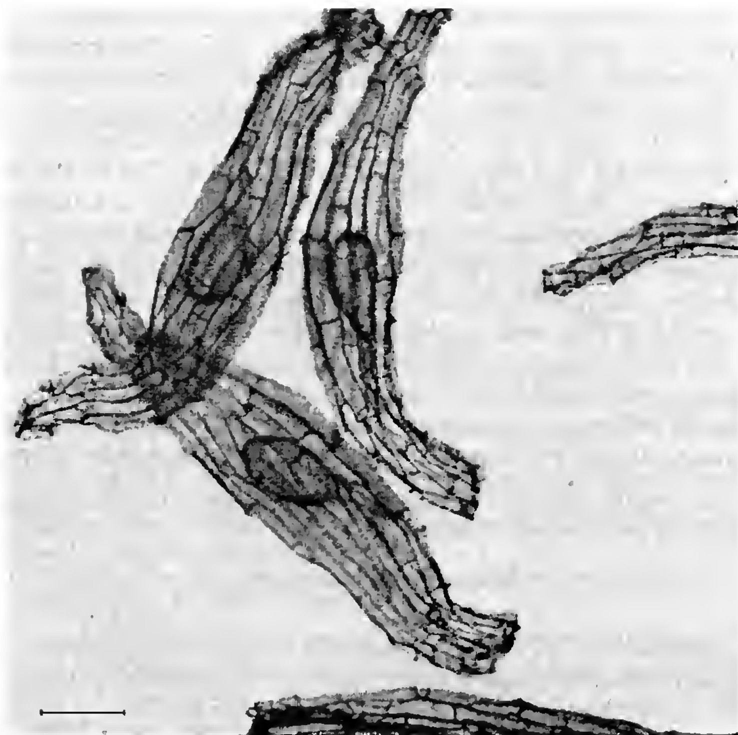


Рис. 1. Семена *Calypso bulbosa*.
Масштабная линейка — 0.1 мм.

трофному питанию. Однако у *C. bulbosa* протокормы, достигшие крупных размеров (до 10—15 мм), в течение всего периода своего развития исключительно микотрофны и не способны к позеленению на свету, а первыми фотосинтезирующими органами являются надземные листья проростков (Куликов, 1994).

Исследование микоризы *C. bulbosa*, проведенное в Северной Америке, показало, что видовой состав эндофитных грибов довольно разнообразен даже в пределах одной особи (Currah et al., 1988). Эндофитные грибы, выделенные из корней *C. bulbosa*, относились к роду *Rhizoctonia* и являлись анаморфами базидиомицетов из семейств *Ceratobasidiaceae* и *Tulasnellaceae* (Currah et al., 1988; Smreciu, Currah, 1989). Однако попытки получения проростков в симбиотической культуре *in vitro* не имели успеха (Harvais, 1974; Currah et al., 1988; Smreciu, Currah, 1989). В экспериментах, проведенных на Урале, эндофитные грибы, выделенные из корней *C. bulbosa*, также не стимулировали прорастание семян этого вида, хотя некоторые из них вызывали прорастание семян и рост проростков других видов орхидных (в частности, *Dactylorhiza maculata*).

Наличие у орхидных продолжительной подземной микотрофной фазы в жизненном цикле затрудняет применение для них общепринятой классификации онтогенетических состояний и, в частности, делает несколько неопределенным понятие «проросток». Поэтому, как и для корнеклубневых орхидных (Блинова, 1995), мы выделяем в постсеменном развитии 2 стадии: подземную гетеротрофную стадию, когда образовавшаяся структура не имеет надземных органов (коралловидно разросшийся протокорм), и стадию собственно проростка, когда на протокорме развивается первый надземный побег с ассимилирующим листом.

Проросток имеет только 1 туберидий, образующийся путем утолщения базальных метамеров первичного побега. У ювенильных растений по сравнению с проростком годичный побег — не первого порядка, и имеется по меньшей мере 1 старый безлистный туберидий, т. е. общее число туберидиев не менее 2. Кроме того, ювенильные растения часто уже не имеют коралловидного протокорма, отмирающего к этому времени, хотя в исключительных случаях он может сохраняться даже у взрослых растений (Mousley, 1924, 1925; Виноградова, Филин, 1993).

Протокорм. Как известно, семена большинства орхидных умеренной зоны в отличие от тропических видов с трудом прорастают *in vitro* (Stoutamire, 1974; Fast, 1978, 1982; Arditti, 1982; Arditti, Ernst, 1984; Riether, 1990; Rasmussen, Whigham, 1998; Андронова и др., 2000). В экспериментах по асимбиотическому выращиванию *in vitro* доля проросших семян *C. bulbosa* была низкой или равнялась нулю (особенно при посеве зрелых семян) (Harvais, 1974; Linden, 1980; Arditti et al., 1981; Arditti, 1982), а иногда семена совсем не прорастали (Henrich et al., 1981). Эксперименты, проведенные на Урале с посевами семян *C. bulbosa* на ряд питательных сред, показали, что нормальное развитие проростков происходит на средах с органическими соединениями азота (Norstog, 1973) или растительными экстрактами (Harvais, 1973). Лучшие результаты были получены при использовании нами картофельно-сахарозного агара, приготовленного аналогично картофельно-декстрозному (см. Harvais, 1973). Прорастание зрелых семян было крайне небольшим и замедленным по сравнению с незрелыми. Посев незрелых семян в различные сроки в течение периода созревания показал, что они приобретают способность к прорастанию *in vitro* на поздних стадиях эмбриогенеза, когда размеры зародыша приближаются к окончательным. На Среднем Урале это соответствует 35 сут после опыления. Быстрый рост проростков происходил только в присутствии экзогенных регуляторов роста (кинетин и ИУК по 1 мг/л). При их отсутствии прорастания не наблюдалось или оно было крайне малым (менее 1 % посеянных семян). Таким образом, было установлено, что причинами слабого прорастания семян и роста проростков в экспериментах прежних исследователей были использование в качестве посевного материала зрелых семян и применение питательных сред, не содержавших регуляторы роста (Куликов, 1995).

Исследование развития асимбиотических проростков *C. bulbosa* показало, что оно имеет некоторые отличия от ранее описанного (Виноградова, Филин, 1993) развития проростков в природных местообитаниях. В природных условиях протокормы *C. bulbosa* разрастаются в виде дихотомически ветвящихся уплощенных коралловидных («бабочковидных») осей, подобных подземным органам *Epipogium* и служащих большей частью для накопления резервных веществ, обеспечивающих развитие первичного побега (Виноградова, Филин, 1993).

Асимбиотические протокормы *C. bulbosa*, растущие *in vitro*, обычно сразу переходят к формированию первичного побега, которое завершается через 7—9 мес после посева семян. К окончанию первого периода роста проростки имеют зеленый лист (пластинка которого в отличие от ланцентной в природных условиях нередко имеет широкояйцевидно-округлую форму и превосходит по длине черешок), туберидий, состоящий из 2 утолщенных верхних метамеров первичного побега, и единственный корень, формирующийся эндогенно из основания оси побега выше протокорма. Только после завершения роста первичного побега протокорм начинает разрастаться и формирует коралловидную ось (лишь изредка это происходит одновременно с интенсивным ростом побега). Таким образом, у асимбиотических проростков *C. bulbosa* наблюдается нарушение последовательности формирования первичного побега и коралловидного протокорма. Вероятно, это вызвано тем, что

развитие первичного побега *in vitro* протекает не за счет резервных веществ протокорма, а за счет углеводов питательной среды. В природе довольно редко наблюдается вегетативное размножение путем активации меристем, находящихся на миогочисленных окончаниях коралловидных осей (Блинова, 1996; Виноградова, 1998; Быченко, 2003). В асимбиотической культуре при отделении коралловидных протокормов от оснований побегов и делении их на части наблюдается интенсивное образование протокормоподобных структур, которое может служить эффективным сиособом микроразмножения *in vitro.*

Проросток. Обычно на этой стадии онтогенеза имеется коралловидный («бабочковидный») протокорм велнчиной 7—10 мм (редко до 15 мм), на апикальном конце которого формируется первичный нобег (рис. 2). Центральная часть коралловидного протокорма обычно имеет более темную окраску и иногда проявляет признаки отмирания. Первый (нередко также и второй) метамер первичного побега не утолщен и несет единственный придаточный корень 7—12 мм дл. В некоторых случаях корень на стадии проростка вообще не образуется. Туберидий проростка образован путем утолщения второго и третьего ияи только третьего метамеров побега; его длина обычно значительно превышает толщину (туберидии округлой формы иногда образуют проростки, развивающиеся в самых верхних слоях лесной подстилки). Два первых метамера побега несут ниэовые листья в виде крупных (10—15 мм дл.) прозрачных чешуй и почки, которые обычно находятся не в пазухах листьев, а сдвинуты вверх к следующему междоузлию. На верхушке тубе-

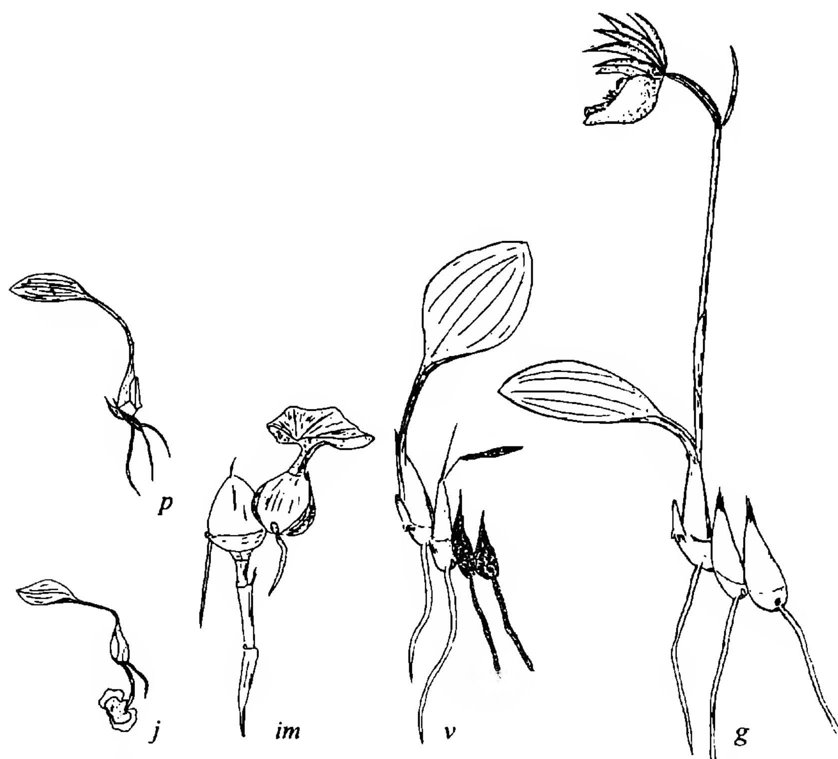


Рис. 2. Онтогенетические возрастные состояния *Calypso bulbosa.*

p — проросток; *j* — ювенильное состояние, *im* — имматурное состояние; *v* — взрослое виргиинльиое состояинс. *g* — генеративное состояние.

ридия расположен единственный ассимилирующий лист с длинным (обычно 15—30 мм) черешком и уступающей ему по длине пластинкой широколанцетной формы, равномерно заостренной к верхушке и к основанию. В большинстве случаев первый зеленый лист проростка *C. bulbosa* на Среднем Урале имеет 6 жилок, но их число связано со степенью развития коралловидного протокорма: проростки с наиболее крупными коралловидными протокормами могут образовывать первый зеленый лист с максимальным числом жилок 7—8, а проростки, у которых коралловидный протокорм не развит, имеют лист значительно мельче нормальных размеров с 3—5 жилками. В Мурманской обл. первый надземный побег также с 3—5 жилками.

Ювенильное состояние. Эту возрастную группу образуют главным образом особи, у которых надземная часть представлена побегом второго (иногда третьего) порядка. Коралловидный протокорм к этому времени как правило отмирает. Обычно имеется один безлистный туберидий предыдущего побега и 1—2 придаточных корня. Строение годичного побега подобно описанному для проростка, но все его органы характеризуются более крупными размерами. Растениям ювенильного возрастного состояния присущи некоторые различия. У мурманских экземпляров формируется 1 придаточный корень, число жилок на листе составляет 4—7, тогда как у уральских растений на пластинке листа хорошо развиты 9—10 жилок.

Имматурное состояние. Ассимилирующий лист с 11—12 жилками (Свердловская обл.) и 8—10 жилками (Мурманская обл.) имеет форму, переходную от ювенильной к взрослой, — широколанцетную или узкояйцевидную. Продолжительность пребывания в имматурном состоянии обычно невелика — 1—2 года, нередко растения переходят, минуя его, сразу во взрослую виргинильную группу.

Взрослое виргинильное состояние. Взрослые особи *C. bulbosa* отличаются от молодых (ювенильных и имматурных) бо́льшим числом жилок ассимилирующего листа и яйцевидной формой его пластинки с усеченным или слабо сердцевидным основанием, наибольшей шириной в нижней части пластинки и отношением ее длины к ширине, обычно меньшим 2. Взрослые виргинильные особи *C. bulbosa* имеют лист с 13—21 (редко 23) жилками (Свердовская обл.) либо 11—19 (Мурманская обл.). Особи этой группы внешне неотличимы от временно нецветущих генеративных растений, вследствие чего при изучении возрастной структуры ценопопуляций часто приходится объединять их в одну группу взрослых вегетирующих особей, разделение которой на взрослые виргинильные и временно нецветущие генеративные особи возможно только на основании многолетних наблюдений за маркированными растениями. Эта смешанная группа часто выделяется другими орхидологами при изучении онтогенетического спектра популяции (Денисова, Вахрамеева, 1978; Татаренко, 1991; Быченко, 1992).

Генеративное состояние. В преобладающем большинстве случаев цветущие особи на Среднем Урале имеют 16 и более (до 29) жилок на пластинке листа. На северной границе ареала генеративные растения *C. bulbosa* часто с 12—22 жилками на листе. Выделение подгрупп молодых, зрелых и старых генеративных особей на основании размеров пластинки и числа жилок ассимилирующего листа невозможно, так как эти параметры изменяются по годам у одних и тех же особей неоднонаправленным образом, как показали наблюдения за маркированными растениями. В преобладающем большинстве случаев генеративные особи по достижении предельного возраста отмирают, не переходя в сенильное состояние; лишь изредка наблюдались субсенильные особи, возникновение которых обычно было связано с сильным повреждением растения в предыдущем году.

Большой жизненный цикл *C. bulbosa* представляет собой чередование онтогенетических состояний, подробно описанных в разных частях ареала этого вида: в Карелии (Виноградова, Филин, 1993; Виноградова, 1998), Архангельской обл. (Пучнина, Захарченко, 1994), на Урале (Куликов, 1997) и Прибайкалье (Быченко, 2003). Развившийся из семени подземный протокорм дает начало надземному побегу с единственным листом на протяжении всей жизни растения. Наиболее изученными являются прегенеративный и генеративный этапы развития калипсо. Постгенеративный период (сенильное состояние) отмечен лишь на Урале (Куликов, 1997). Несмотря на то что все авторы едины при описании в целом онтогенеза *C. bulbosa*, существует довольно много нерешенных вопросов, возникших при детализации отдельных стадий его развития. Образование промежуточной структуры между семенем и первым надземным побегом, соответствующей проростку (всходу) у большинства семенных растений, определило несколько подходов для классификации «проростка» у орхидных (Вахрамеева, Денисова, 1983; Баталов, 1998; Блинова, 1998; Виноградова, 1999). Также на Урале оказалось возможным разделить стадию ювенильных растений на 2 (Куликов, 1997). Но наиболее актуальной является проблема связи числа жилок листа с конкретным онтогенетическим состоянием. Как известно, при периодизации онтогенеза у разных видов растений возможно использование множества характеристик надземных и подземных органов (Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988). Однако из-за биологической редкости большого числа видов орхидных и уязвимости их природных популяций наиболее широко используемой является недеструктивная методика, позволяющая определить биологический возраст особи по признакам ее надземной части, в том числе по числу жилок листа (Вахрамеева, Денисова, 1983). Методика хорошо себя зарекомендовала для многих видов орхидных (Вахрамеева, Денисова, 1975; Царевская, 1975; Денисова, Вахрамеева, 1978; Вахрамеева, Загульский, 1995; Вахрамеева и др., 1996, 1997, 2003; Вахрамеева, 2000). Однако в случае с калипсо Виноградова (1998) первая обратила внимание на то, что число жилок может изменяться у одних и тех же особей на следующий год. Следует отметить, что побеговая система у орхидных умеренной зоны является относительно примитивной и очень слабо изменяется в онтогенезе. Наиболее выдающимися событиями в жизни индивидуального растения является появление первого надземного побега и репродуктивный период, когда формируются генеративные структуры, по которым растение всегда будет однозначно отнесено к генеративному периоду. Период между этими двумя событиями часто характеризуется лишь количественными изменениями — увеличением числа листьев и их размеров. Отсюда и сложность в периодизации онтогенеза у орхидных, особенно как в случае с калипсо, когда имеется лишь один лист на протяжении всей жизни. Особи плавно переходят из одного онтогенетического состояния в другое. Существует достоверная корреляция между изменением размеров листа и числом жилок, но эти биометрические показатели изменяются на протяжении онтогенеза непрерывно (Быченко, 2003). Поэтому более объективные, по мнению Виноградовой (1998), размерные группы также будут соответствовать определенным периодам онтогенеза. Высказано предложение о редукции числа выделяемых стадий для популяционного мониторинга калипсо (Пучнина, Захарченко, 1994). На наш взгляд, уменьшение детализации при периодизации стадий онтогенеза заслуживает внимания, поскольку, с одной стороны, позволит уменьшить субъективизм, и с другой стороны, не изменит существенно интерпретацию жизни популяции по онтогенетическим спектрам. Причем уменьшение периодизации онтогенеза оправдано не только в случае с калипсо, но также и для орхидных, образующих плотные клоны, например, *Goodyera repens*, *Listera cordata*. Обна-

ружить в таких популяциях молодые особи семенного происхождения практически невозможно, как и нельзя отличить их без раскопок от молодых особей вегетативного происхождения. Между тем их судьба и функции в популяции различны.

Изучение характеристик онтогенеза *C. bulbosa* в разных частях его ареала выявило интересную особенность: размеры листьев и число жилок различаются в разных районах исследования (Виноградова, Филин, 1993; Пучнина, Захарченко, 1994; Куликов, 1997; Виноградова, 1998; Быченко, 2003). Это также было обнаружено и в настоящей работе. Морфометрические показатели отдельных возрастных групп оказались весьма сходными для различных ценопопуляций *C. bulbosa* в пределах одной природно-климатической зоны (Средний Урал, близ южной границы ареала вида) и существенно различающимися от соответствующих показателей на северной границе ареале (Мурманская обл.). В Мурманской обл. *C. bulbosa* может перейти в генеративную фазу, имея 12 жилок на листе срединной формации (см. таблицу), тогда как на Урале минимальное число жилок у генеративных особей 16. Размеры особей разных онтогенетических состояний также выше на Урале (см. таблицу). По сравнению с северной границей ареала в более южных районах у особей других орхидных *Platanthera bifolia*, *Coeloglossum viride* и *Listera ovata* также выявлено большее число жилок (Willems et al., 2003; Blinova, 2004). У некоторых видов при этом площадь листовой поверхности была больше на севере, т. е. более крупные листья имели меньшее число жилок. У калипсо на южной границе ареала площадь листовой поверхности больше по сравнению с севером. Площадь листа последовательно возрастает от проростков к генеративным растени-

Морфометрические показатели возрастных групп *Calypso bulbosa* в различных условиях произрастания

Возрастная группа	Число жилок листа	Длина листовой пластинки, мм	Ширина листовой пластинки, мм	Длина/ширина листовой пластинки
Свердловская обл., Сысертский р-н, 4 км к юго-востоку от пос. Верхняя Сысерть, 18.05.1996				
p	5—8	9.0—26.0 / 16.7 ± 1.1	4.0—11.0 / 7.5 ± 0.5	1.8—2.7 / 2.3 ± 0.1
j	9—10	9.0—26.0 / 16.7 ± 1.1	6.0—18.0 / 10.9 ± 0.7	1.3—3.3 / 2.2 ± 0.1
im	11—12	23.0—36.0 / 29.6 ± 1.2	11.0—16.0 / 13.5 ± 0.4	1.8—2.8 / 2.2 ± 0.1
$v + g'$	14—21	29.0—48.0 / 36.6 ± 1.0	15.0—27.0 / 19.8 ± 0.6	1.3—2.7 / 1.9 ± 0.1
g_{1-3}	16—25	32.0—58.0 / 45.7 ± 1.3	19.0—35.0 / 27.2 ± 0.9	1.4—2.1 / 1.7 ± 0.1
Свердловская обл., Тугулымский р-н, 5 км к востоку от дер. Щелконогово, 26.05.1996				
p	3—8	10.0—25.0 / 17.4 ± 1.3	4.0—12.0 / 7.4 ± 0.6	1.7—3.0 / 2.4 ± 0.1
j	9—10	20.0—35.0 / 23.8 ± 3.4	9.0—15.0 / 10.8 ± 1.4	2.0—2.3 / 2.2 ± 0.2
im	11—12	29.0—35.0 / 31.7 ± 1.8	15.0—16.0 / 15.3 ± 0.3	1.9—2.2 / 2.1 ± 0.1
$v + g'$	13—19	25.0—45.0 / 33.9 ± 1.0	13.0—25.0 / 19.1 ± 0.6	1.6—2.1 / 1.78 ± 0.1
g_{1-3}	16—21	28.0—59.0 / 42.0 ± 1.4	18.0—39.0 / 26.9 ± 1.0	1.3—1.9 / 1.6 ± 0.1

Возрастная группа	Число жилок листа	Длина листовой пластинки, мм	Ширина листовой пластинки, мм	Длина/ширина листовой пластинки.
Мурманская обл., Апатитский р-н, окрестности г. Апатиты, 18.06.1996				
p	Данные для статистической обработки отсутствуют			
j	4—7	7.0—30.0 / 16.4 ± 4.1	4.0—10.0 / 6.2 ± 1.1	1.8—4.0 / 2.6 ± 0.4
im	8—10	20.0—30.0 / 22.2 ± 1.5	7.0—15.0 / 11.9 ± 1.0	1.3—2.9 / 1.9 ± 0.2
$v + g'$	11—19	25.0—50.0 / 33.2 ± 1.7	15.0—25.0 / 18.9 ± 0.9	1.3—2.7 / 1.8 ± 0.1
g_{1-3}	12—22	25.0—50.0 / 37.0 ± 1.8	20.0—45.0 / 26.5 ± 1.5	1.0—2.0 / 1.43 ± 0.1

Примечание. Над чертой приведены минимальные и максимальные значения признаков. Под чертой — средние арифметические и их ошибки; *p* — проросток, *j* — ювенильное состояние, *im* — имматурное состояние, *v* — взрослое виргинильное состояние, g', g_{1-3} — генеративное состояние.

ям (рис. 3). Этот процесс сходен в разных условиях существования. Отношение длины к ширине листа также изменяется подобным образом как на севере, так и на юге (рис. 4), показывая, что в целом форма листовой пластинки становится более округлой в генеративном состоянии. По-видимому, широтное сравнение популяций одних и тех же видов выявит в будущем большее число видов, отличающихся по количественным признакам (число жилок листа, число листьев и их параметры). Например, на северной границе ареала размерная редукция характерна для всех видов орхидных (Блинова, 1995). Так, около половины генеративных особей в популяции *Platanthera bifolia* характеризуются одним листом (Blinova, 2002). Существующая разница в количественных признаках не должна, на наш взгляд, разрушить применяемую методику выделения онтогенетических состояний у орхидных. Наоборот, нужно учитывать вариабельность определенных количествен-



Рис. 3. Площадь листовой поверхности в популяциях *Calypso bulbosa* на северной и южной границе ареала вида.

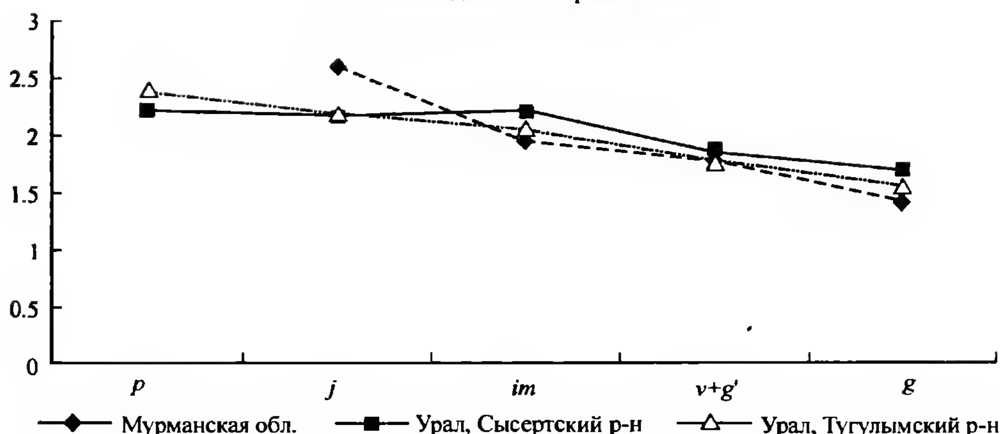


Рис. 4. Отношение длины к ширине листа в популяциях *Calypso bulbosa* на северной и южной границе ареала вида.

ных признаков и при начальной стадии работ в новом районе производить их калибровку.

Важная особенность биологии калипсо — образование коралловидного корневища, наиболее характерного для ранних этапов развития этого вида. Обнаруженные корневища у взрослых растений позволяют по-иному взглянуть на онтогенез этого вида. Но в настоящий момент эти знания фрагментарны, поскольку большинство исследований связано исключительно с надземной сферой. Так, в 2002 г. в мурманской популяции была обнаружена интересная генеративная особь калипсо (рис. 5): растение обладало коралловидным корневищем, размером 3 · 1.7 см, расположенным на глубине 10 см, и в надземной части у него отсутствовал лист. По-видимому, в популяциях калипсо существует мизерное число таких полностью микотрофных особей. Вероятно, их развитие связано с заглубленным развитием протокорма. Неизвестно, как долго они существуют. Быть может, что, получив возможность образовывать надземные побеги (у обнаруженной особи это — второй надземный побег), подземная связь с глубоко расположенным коралловидным корневищем будет недолгой. Но возможно, что такие особи — единичны, но вполне обычны для популяций калипсо, хотя в этом случае их жизненная форма больше сходна с микотрофными орхидными, такими как *Corallorrhiza trifida.*



Рис. 5. Внешний вид растения на генеративной стадии развития с коралловидным корневищем.

Выводы

1. При изучении большого жизненного цикла *C. bulbosa* на северной (Мурманская обл.) и южиой границе (Свердловская обл.) ареала вида выделены следующие онтогенетические состояния: протокорм, проросток, ювенильное, имматурное, вегетативное и генеративное.

2. Основными нризнаками при периодизации онтогенеза были параметры листа и наличие репродуктивных органов.

3. Площадь листовой поверхности последовательно нарастала от проростков к генеративным растениям как на северной, так и на южной границе распространения вида, достигая наибольшнх величин в южных популяциях.

4. Число жилок единствеиного листа калипсо было меньше у особей в северных популяциях.

5. Морфометрические характеристики особей незначительно варьируют в пределах одной природно-климатической зоны и различаются на разных широтах. Поэтому при использовании методики для выделения разных онтогенетических состояний следует проводить региональную калибровку количественных признаков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронова Е. В., Куликов П. В., Филиппов Е. Г., Васильева В. Е., Батыгина Т. Б. Проблемы и перспективы семенного размножения *in vitro* орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 2000. Т. 3. С. 513—524.

Баталов А. Е. Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 15 с.

Баталов А. Е. Структура побега и морфогенез калипсо луковичной в условиях Архангельской области / Под ред. Т. К. Головко. Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений. Сыктывкар, 2000. С. 34—36.

Блинова И. В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства *Orchidaceae* Мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Блинова И. В. Особенности морфологинеского строения и побегообразоваиия ряда орхидных на северном пределе их распространения // Бюл. МОИП. 1996. Т. 101. Вып. 5. С. 69—80.

Блинова И. В. Особенности онтогеиеза некоторых корнеклубневых орхидных (*Orchidaceae*) Крайнего Севера // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 85—94.

Быченко Т. М. Особеиности биологии некоторых видов орхидиых Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраиы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 20 с.

Быченко Т. М. Онтогенетические состояния двух редких видов *Cypripedium macranthon* и *Calypso bulbosa* (*Orchidaceae*) в Прибайкалье // Бот. журн. Т. 88. № 6. 2003. С. 48—58.

Варлыгина Т. И. Listera cordata, *Listera ovata* // Биологическая флора Московской области. М., 1995. Вып. 10. С. 52—63.

Вахрамеева М. Г. Dactylorhiza fuchsii, *D. incarnata*, *D. maculata* // Биологическая флора Московской области. М., 2000. Вып. 14. С. 55—86.

Вахрамеева М. Г., Блинова И. В., Богомолова Т. И., Жирнова Т. В. Coeloglossum viride // Биологическая флора Московской области. М., 2003. Вып. 15. С. 62—78.

Вахрамеева М. Г., Быченко Т. М., Татаренко И. В., Экзерцева М. В. Malaxis monophyllos // Биологическая флора Московской области. М., 1993. Вып. 9. Ч. 1. С. 40—50.

Вахрамевва М. Г., Варлыгина Т. И., Баталов А. Е., Тимченко И. А., Богомолова Т. И. Epipactis atrorubens, *E. helleborine*, *E. palustris* // Биологическая флора Московской области. М., 1997. Вып. 13. С. 50—87.

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Куликов П. В. Cephalanthera longifolia // Биологическая флора Московской области. М., 1996. Вып. 12. С. 48—59.

Вахрамеева М. Г., Виноградова И. О., Татаренко И. В., Цепляева О. В. Gymnadenia conopsea // Биологическая флора Московской области. М., 1993. Вып. 9. Ч. 1. С. 51—64.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Goodyera repens // Биологическая флора Московской области. М., 1975. Вып. 2. С. 5—10.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Ятрышник пятнистый (*Dactylorhiza maculata* Soó). Ятрышник Фукса (*D. fuchsii* Soó). Любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983. Ч. II. С. 12—23.

Вахрамеева М. Г., Жирнова Т. В. Neottianthe cucullata // Биологическая флора Московской области. М., 2003. Вып. 15. С. 50—62.

Вахрамеева М. Г., Загульский М. Г. Platanthera chlorantha // Биологическая флора Московской области. М., 1995. Вып. 11. С. 117—131.

Вахрамеева М. Г., Загульский М. Г., Быченко Т. М. Orchis militaris // Биологическая флора Московской области. М., 1995. Вып. 10. С. 64—74.

Виноградова Т. Н. Проблема выделения возрастных состояний у орхидных на примере калипсо луковичной (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes) // Бюл. МОИП. 1998. Т. 103. Вып. 1. С. 47—55.

Виноградова Т. Н. Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на ранних стадиях их развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 24 с.

Виноградова Т. Н., Филин В. Р. О жизненных формах, протокормах и корневищах *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) // Бюл. МОИП. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 61—73.

Воробьева Е. Г., Москвичева Л. А., Горохова Г. Л. Калипсо луковичная (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes) на островах Кандалакшского залива // Растения Красных книг в заповедниках России. М., 1994. С. 40—45.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Cypripedium calceolus, C. guttatum // Биологическая флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 62—70.

Красная книга РСФСР / Под ред. В. Д. Голованова и др. Растения. М., 1988. С. 295—334.

Красная книга СССР / Под ред. А. М. Бородина и др. Растения. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Куликов П. В. Биологические особенности, воспроизведение и популяционная динамика *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) // Бюл. МОИП. 1997. Т. 102. Вып. 5. С. 61—67.

Куликов П. В. К характеристике вторично-наземной жизненной формы у некоторых орхидных умеренной зоны // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвуз. сб. науч. тр. М., 1994. С. 28—29.

Куликов П. В. Экология и репродуктивные особенности редких орхидных Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 24 с.

Куликов П. В., Филиппов Е. Г. О методах размножения орхидных умеренной зоны в культуре *in vitro* // Бюл. ГБС. 1998. № 176. С. 125—131.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Бриофилы — своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 64—73.

Невский С. А. Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. // Флора СССР. М.; Л., 1935. Т. 4. С. 598—711.

Пучнина Л. В., Захарченко Ю. В. Фенология и динамика численности популяций калипсо луковичной на северной границе ее ареала / Под ред. Ю. Д. Нухимовской. Растения Красных книг в заповедниках России. М., 1994. С. 49—56.

Работнов Т. А. Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений // Успехи соврем. биол. М., 1947. Вып. 24. № 1(4).

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. бот. Л., 1950а. Т. 1. С. 465—483.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Л., 1950б. Вып. 6. С. 7—204.

Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Уч. зап. Моск. гос. пед. ун-та им. В. П. Потемкина. М., 1959. Т. 6. Вып. 5. С. 3—39.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Татаренко И. В. Орхидные Приморского края: биология, экология, вопросы охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 24 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 156 с.

Хохряков А. П. Археофиты и неморальный комплекс во флоре тайги // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 2. С. 240—245.

Царевская Н. Г. Platanthera bifolia // Биологическая флора Московской области. М., 1975. Вып. 2. С. 11—17.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т. И. Серебряковой, Т. Г. Соколовой. М., 1988. 184 с.

Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций / Под ред. А. А. Уранова. М., 1977. С. 8—20.

Ackerman J. D. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (*Orchidaceae*): a food-deceptive system // Madroño. 1981. Vol. 28. N 3. P. 101—110.

Arditti J. Orchid seed germination and seedling culture — a manual. Introduction, general outline, tropical orchids (epiphytic and terrestrial), and North American terrestrial orchids / Ed. by J. Arditti. Orchid biology — reviews and perspectives. Ithaca, N. Y., 1982. Vol. 2. P. 243—293.

Arditti J., Ernst R. Physiology of germinating orchid seeds / Ed. by J. Arditti. Orchid biology. Reviews and perspectives, III. Ithaca, London, 1984. P. 177—223.

Arditti J., Michaud J. D., Oliva A. P. Seed germination of North American orchids. I. Native California and related species of *Calypso*, *Epipactis*, *Goodyera*, *Piperia*, and *Platanthera* // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142. N 4. P. 442—453.

Blinova I. V. Why does *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (*Orchidaceae*) have only one green leaf in the Extreme North? // J. Eur. Orch. 2002. Vol. 34. N 1. P. 19—34.

Blinova I. Populations of terrestrial orchids in different climates: northernmost Europe (Murmansk Region, Russia) and southern Europe (Italy) // Caesiana. 2004. Vol. 23. P. 13—32.

Council of Europe. List of rare, threatened and endemic plants in Europe // European committee for the conservation of nature and natural resources. Strassbourg, 1983.

Currah R. S., Smreciu E. A., Hambleton S. Mycorrhizae and mycorrhizal fungi of boreal species of *Platanthera* and *Coeloglossum* (*Orchidaceae*) // Can. J. Bot. 1988. N 68. P. 1171—1181.

Dressler R. L. The orchids. Natural history and classification. Cambridge, 1981. 332 p.

Fast G. Orchid seed germination and seedling culture — a manual: European terrestrial orchids (symbiotic and asymbiotic methods) / Ed. by J. Arditti. Orchid biology — reviews and perspectives. Ithaca, N. Y., 1982. Vol. 2. P. 309—326.

Harvais G. Growth requirements and development of *Cypripedium reginae* in axenic culture // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 2. P. 327—332.

Harvais G. Notes on the biology of some native orchids of Thunder Bay, their endophytes and symbionts // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. N 3. P. 451—460.

Henrich J. E., Stimart D. P., Asher P. D. Terrestrial orchid seed germination *in vitro* on a defined medium // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1981. Vol 106. N 2. P. 193—196.

Linden B. Aseptic germination of seeds of northern terrestrial orchids // Ann. Bot. Fenn. 1980. Vol. 17. N 2. P. 174—182.

Luer C. A. The native orchids of the United States and Canada excluding Florida. New York, 1975. P. 35—349.

Moore D. M. Calypso (L.) Oakes // Flora Europaea. *Alismataceae* to *Orchidaceae* (Monocotyledones). Cambridge, London, New York, 1980. Vol. 5. P. 349—350.

Mosquin T. The reproductive biology of *Calypso bulbosa* // Can. Field. Natur. 1970. Vol. 84. N 3. P. 291—296.

Mousley H. Calypso // J. New York Bot. Gard. 1924. Vot. 25. N 1. P. 25—32.

Mousley H. Further notes on *Calypso* // Torreya. 1925. Vol. 25. N 3. P. 54—59.

Norstog K. New synthetic medium for the culture of premature barley embryos // *In Vitro*. 1973. Vol. 8. N 7. P. 307—308.

Rasmussen H. N., Whigham D. F. The underground phase: a special challenge in studies of terrestrial orchid populations // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 126. P. 49—64.

Riether W. Keimverhalten terrestrischer Orchideen gemässigter Klimate // Die Orchidee. 1990. Bd 41. N 3. S. 100—109.

Smreciu E. A., Currah R. S. Symbiotic germination of seeds of terrestrial orchids of North America and Europe // Lindleyana. 1989. N 1. P. 6—15.

Stoutamire W. P. Terrestrial orchid seedlings // The orchid scientific studies / Ed. by C. L. Withner. New York, 1974. P. 101—128.

Willems J. H., Blinova I., Tromp K. Intraspecific variation in orchid populations in two different climatic areas in Europe: Murmansk region and The Netherlands. II. Population fitness // J. Eur. Orch. 2003. Vol. 35. N 2. P. 327—342.

Wood J. Calypso bulbosa var. *occidentalis* and var. *speciosa* (*Orchidaceae*) // Kew Mag. 1986. Vol. 3. N 4. P. 147—151.

SUMMARY

The characteristic of ontogenetic stages in *Calypso bulbosa*, a threatened taiga species from *Orchidaceae*, is given. The latent, pregenerative and generative age periods are described in details. The results are based on long-term studies in both the southern and northern parts of the species distribution range. Morphometric differences of individuals in populations of contrast climatic regions are revealed. It is proposed to run the local correction of individual quantitative features while the classical scheme to distinguish the ontogenetic stages of individuals is applied.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.572.2

© И. Г. Левичев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *GAGEA* (*LILIACEAE*) ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

I. G. LEVICHEV. A REVIEW OF THE *GAGEA* (*LILIACEAE*) SPECIES IN THE FLORA OF CAUCASUS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: ilevichev@yandex.ru
Поступила 15.06.2005

Род *Gagea* на Кавказе представлен 36 видами и 3 разновидностями. Предложены ключ для определения и новая система рода. Выбрано 31 лекто- и 7 неотипов, описаны 3 новые серии, уточнены и исправлены характеристики 8 таксонов, выполнены 3 новые комбинации. Обсуждаются ряд имеющих таксономическое значение биологических особенностей и основные положения концепции неотенической дивергенции, выявленные у представителей рода.
Ключевые слова: *Gagea*, *Liliaceae*, Кавказ, таксономическая ревизия, система рода, ключ для определения.

Результаты многолетних исследований представителей рода *Gagea* Salisb. во флоре Кавказа изложены в настоящей статье в форме таксономической ревизии. Использованы гербарные коллекции LE, а также привлечены материалы из гербариев AA, ASH, B, BAK, ERE, FRU, G, H, YALT, K, KW, LIV, LINN, MW, MHA, P, TAK, TASH, TBI, W, WU, ряда неиндексированных гербариев кавказского региона. Наиболее существенные изменения и дополнения к системе рода были получены в результате изучения живых растений, особенно культивировавшихся в живой коллекции (Левичев, 2002). Указания на распространение даны по разработанному (Меницкий, 1991) и принятому для «Конспекта флоры Кавказа» районированию (Меницкий, 2003, карта 4). В процессе ревизии выполнена типификация (Levichev, Tison, 2004a, 2005b) и описаны новые таксоны (Левичев, 2005б; Левичев, Муртазалиев, 2005). Числа хромосом указаны по литературным данным.

Genus GAGEA Salisb.,

1806, in Koenig et Sims, Ann. Bot. 2 : 555; id.: 1866, Gen. Pl. : 53. — *Hypoxis* Ren. ex Adans., 1763, Fam. Pl. 2 : 20, «*Upoxis*» et «*hYpoxis*», nom. illeg. — *Celsia* Heist. ex Fabr., 1763, Enum., ed. 2 : 22, nom. illeg. — *Stellaris* Dill. ex Moench, 1794, Meth. Pl.: 303, nom. illeg. — *Ornithoxantum* Link, 1829, Handb. 1 : 161 (lectotypus Levichev hoc loco: *O. pratense* (Pers.) Link, = *G. pratense* (Pers.) Dumort.). — *Hornungia* Bernh., 1840, Fl. 25 : 392 (lectotypus (Давлианидзе, 1972 : 70): *H. circinata* (L. f.) Bernh. = *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f.). — *Reggeria* Rafin., 1840, Autikon Bot. : 55 (lectotypus Levichev hoc loco: *R. bohemica* (Zauschn.) Rafin., «(Willd.) Rafin.» = *G. bohemica* (Zauschn.) Schult. et Schult. f.). — *Bulbillaria* Zucc., 1843,

Abhandl. Akad. München, 37 : 229 (typus: *B. gageoides* Zucc. = *G. gageoides* (Zucc.) Vved.). — *Plecostigma* Turcz., 1844, in Trautv., Imag. Pl. Ross., tab. 2 : 8 (lectotypus Levichev hoc loco: *P. pauciflorum* Tucz. ex Trautv. = *G. pauciflora* Turcz. ex Ledeb.). — *Boissiera* Haens. in Nuev. Anal. Carratr., MS, nom. nudum. — *Solenarium* Dulac, 1867, Fl. Haut.-Pyren.: 112 (lectotypus Levichev hoc loco: *S. luteum* Dulac = *G. lutea* (L.) Ker Gawl.). — *Szechenyia* Kanitz, 1891, A növénytani gyüjtések eredményei,: 844, tab. 7, fig. 1, (typus: *S. lloydioides* Kanitz = *G. pauciflora* Turcz. ex Ledeb.). — *Stellaster* Heist. ex Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 2 : 715, nom. illeg, non Heist. ex Fabr., 1763.

Лектотип (Salisbury, 1866 : 53): *G. lutea* (L.) Ker Gawl.

Примечание. R. Maire (1958 : 108) полагал типом рода *G. stellaris* Salisb., незаконное название, отождествляемое с *G. minima* (L.) Ker Gawl. (см. примечание к *G. minima*). J. Uphof (1958 : 130) обозначает, а вслед за ним G. Lopez Gonzalez (1990 : 32) и H. Henker (2005 : 17) указывают в качестве лектотипа *G. pratensis* (Pers.) Dumort. Также в качестве лектотипа предлагался *G. minima* (Dasgupta, Deb, 1986). В интерактивном варианте работы M. Kerguélen (1993) на сайте «Index synonymique de la flore de France» (http://dijon.inra.fr./flore-france/index.htm) констатируется, что тип рода не обозначен: «T: n. d.». Действительная ссылка на тип обнаружена М. Т. Давлианидзе (1976 : 80) в посмертной публикацин R. Salisbury (1866 : 53), что обязывает к применению категории «лектотип» (Левичев, 1990 : 227).

Для успешного определения представителей рода следует знать, что важными видоспецифическими особенностями обладают органы вегетативного размножения, прикорневые листья и цветонос. По этой причине в полевых условиях обязательно следует вместе с генеративными растениями гербаризировать растущие рядом ювенильные особи разного возраста, а форму поперечного сечения первого прикорневого листа и цветоноса — схематично зарисовать. Обязательным родовым признаком *Gagea* является присутствие двух прикорневых листьев. Однако дальнейшее развитие этих листьев в течение онтогенеза очень различно: они могут быть свободными, сросшимися, редуцированными. Это позволяет использовать эти признаки в таксономических целях. Редукция часто подтверждается присутствием рудимента, срастание — двумя кругами проводящих пучков в цветоносе, вертикальным каналом и положением нижнего стеблевого листа относительно первого прикорневого (Левичев, 1996). Цвет и строение покровов вегетативных луковичек относятся к числу очень надежных видоспецифических признаков. Однако следует учитывать, что на протяжении годового цикла эти особенности закономерно изменяются, а таксономической значимостью обладают окраска и структура покрова вызревших (особенно в предыдущий цикл вегетации) луковичек. Появляющиеся в начале второго цикла луковички гладкие и молочно-белые. В процессе развития белый цвет обычно последовательно сменяется на желтоватый, красноватый, коричневый, до почти черного. Светлая окраска или гладкая поверхность у зрелых луковинек характерна для немногих видов, у остальных оии различно окрашены, а по характеру поверхности можно различать фасеточную, ячеистую, морщинистую, бугристую, бородавчатую структуры. Мелкобородавчатая структура характерна для большинства видов типовой секции и луковички напоминают «ржаво-железистые конкреции». В других секциях эти признаки чаще индивидуальны. Побеги у *Gagea* скрытодициклического типа (Левичев, 2001а, 2005а). В первом цикле формируется только замещающая луковица, во втором — надземный участок побега, снабженный однолетними, тонкими, геотропными, питающими корнями. У очень большого числа видов уже в первом цикле замещающая луковица развивает особый тип собственных корней — склерифицированных (Мордак, 1982) или склеренхимных (Левичев, 1982), которые появляются много позже тонких и функционируют в живом состоянии не более двух весенних месяцев, отмирают

одновременно с надземным побегом в начале лета, но способны благодаря своей стойкости к деструкции сохраняться несколько лет, накапливаясь из года в год вокруг луковицы. Это утолщенные до 1—1.5 мм в диам., жесткие, загнутые (вверх и в стороны), более или менее рыхло охватывающие луковицу корни (Pascher, 1942), способные и в отмершем состоянии конденсировать из воздуха в своих крупных, пустых, толстостенных, с многочисленными порами клетках дефицитную в жаркий и сухой период влагу (Levichev, 1999a). У единичных видов эти корни сильно утолщаются только на своем проксимальном конце, а в дистальном направлении утоньшаются.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Соцветие зонтиковидное — листья и цветоножки собраны на конце цветоноса в подобие мутовки, или почти зонтиковидное, когда у старовозрастных и крупных экземпляров нижний подсоцветный лист расположен несколько ниже, а 1—2 цветоножки — несколько выше мутовки, или несколько самых маленьких листьев могут находиться на цветоножках . . . . 2.
— Соцветие ветвистое, с очередным расположением листьев, и только у имматурных или слаборазвитых (одно-, двуцветковых) особей соцветие может походить на мутовку . . . . 30.
2. Цветонос с плоскими 4, реже 5 гранями. Прикорневой лист всегда одиночный, сверху — угловато желобчатый, снизу — одно-, трех-килеватый. Вегетативные луковички развиваются в ювенильной стадии, иногда присутствуют также а 1—2(3) год генеративной стадии (и тогда на поперечном сечении цветоноса обычно присутствует отверстие или щель от вертикального канала), с одинаковой или с контрастной (относительно оболочек) окраской и фактурой поверхности, в предсенильном периоде — без луковичек. Семена вальковатые (Sect. 3. *Gagea*) . . . 3.
— Цветонос цилиндрический, гладкий или продольно бороздчато-ребристый. В ювенильный и генеративный периоды прикорневой лист один, в имматурный — обычно два, в сечении округлый, или желобчато треугольный (злаковидный), или пятигранный. Семена вальковатые или плоские . . . . 15.
3. Светло-буроватая или бурая окраска оболочек луковицы контрастирует с черно-коричневой окраской и мелкобородавчатой фактурой поверхности (типа «железистая конкреция») зрелых вегетативных луковичек. Прикорневой лист узкий, линейный . . . . 4.
— Цвет оболочек луковицы (светлых или темных) соответствует окраске зрелых вегетативных луковичек . . . . 5.
4. Оболочки луковицы светло-буроватые (цвета ржаной соломы). Цветоножки в процессе цветения практически не удлиняются, неравные, немного длиннее или короче околоцветника, наклонно вверх ориентированы. Листочки околоцветника длинно оттянутые, острые . . . 16. *G. maeotica*.
— Оболочки луковицы светловато-бурые, с серым оттенком (не коричневые). Цветоножки в процессе цветения удлиняются, длиннее околоцветника, канделябровидные. Листочки околоцветника притупленные, с явно выраженным колпачком . . . . 14. *G. artemczukii*.
5. Прикорневой лист широкий (до 15 мм), ремневидный, плоско-вогнутый сверху, снизу с 3 хорошо выраженными килями, на верхнем конце быстро сужающийся в колпачок с коротким унифациальным остроконечием. Оболочки светло-буроватые. Вегетативные луковички шаровидные, в виде группы, мелко ямчатые (пемзоподобная фактура поверхности), формируются только у ювенильных особей . . . . 5. *G. lutea*.
— Прикорневой лист линейный или узколанцетный (1—8 мм шир.), с одним килем снизу. Оболочки темно-коричневые или почти черные. Вегетативные луковички аналогичной или более темной окраски, мелкобородавчатые (типа «железистая конкреция») . . . . 6.
6. Прикорневой лист узкий, линейный, практически одинаковой ширины (сужен только к основанию и на верхнем конце), значительно (до 2 раз) превышает соцветие, угловатый, сглаженно желобчатый сверху, килеватый снизу . . . . 7.
— Прикорневой лист узколанцетный, мало или значительно расширен в средней или верхней части (не линейный), узкий или до 5—8 мм шир. Растения в разной степени сизоватые от воскового налета . . . . 11.
7. Оболочки луковицы коричневых оттенков (от светло-, до темно-коричневых). Высокие крепкие растения с удлиненным цветоносом и компактным, малоцветковым соцветием, с цветоножками разной длины. Листочки околоцветника с хорошо выраженным колпачком. Коробочка обратнояйцевидная, сужена к основанию . . . . 15. *G. scythica*.
— Оболочки луковицы почти черные (коричневато-черные) . . . . 8.
8. Вегетативная луковичка одиночная, почти гладкая, относительно крупная (до 3 мм в диам.), округлая, неправильной (наподобие клубня картофеля) формы, при подсыхании морщинится, коричнево-черная . . . . 12. *G. daghestanica*.

— Вегетативная луковичка относительно мелкая (1—1.5 мм в диам.), образуется в ювенильной (и тогда округлой формы), реже в начале генеративной стадий (и тогда сбоку округлой луковички сохраняет полый остаток основания цветоноса), мелкобородавчатая (типа «железистая конкреция») . . . . 9.

9. Прикорневой лист линейный, 2—3 мм шир. Соцветие 4—6(10)-цветковое, в период цветения сжато в узкий, вверх ориентированный пучок, при плодах более рыхлое. Цветоножки удлиняются в процесе цветения, в 3—3.5 раз длиннее околоцветника. Подсоцветный лист до 6 мм шир., линейно-клиновидный, намного длиннее соцветия, постепенно сужается к верхушке . . . . 11. *G. cuneata*.

— Прикорневой лист 1—2 мм шир. Соцветие 2—3(5)-цветковое, не образует узкого пучка. Цветоножки мало удлиненные, равны или в 1.5(2) раза длиннее околоцветника, ориентированы вверх и в стороны. Подсоцветный лист до 3 мм шир., наиболее расширен немного выше основания, затем быстро сужается в более или менее удлиненное цилиндрическое остроконечие, равен или немного длиннее соцветия. Часто (вероятно, вследствие выпаса и вытаптывания) растения карликовые, субтильные, с тонкими листьями, 1—2-цветковые . . . . 10.

10. Подсоцветный лист намного длиннее соцветия, с коротким (1—3 мм) цилиндрическим остроконечием. Цветоножки в начале цветения разной длины: от очень коротких (у бутонов) до длинных. При плодах цветоножки длинные, раскидистые, канделябровидные. Цветоножки и края листьев в соцветии обычно сильно опушенные извилистыми волосками. Коробочка округлая, закругленная в основании. Растения нижних поясов гор . . . . 10. *G. germainae*.

— Подсоцветный лист немного превышает соцветие, с длинным, 5—15 мм, цилиндрическим остроконечием. Цветоножки вверх и наклонно ориентированные, обычно без опушения или с редким опушением. Коробочка продолговатая, сужается к основанию. Растения равнин и предгорий . . . . 13. *G. podolica*.

11(6). Прикорневой лист ненамного превышает соцветие, ланцетный, с наибольшим расширением в верхней части, постепенно заостряющийся к верхушке. У ювенильных особей ежегодно образуется одиночная вегетативная луковичка . . . . 12.

— Прикорневой лист значительно (до 1.5 раз) превышает соцветие, узколинейный, сужающийся к основанию и верхушке. У ювенильных особей ежегодно образуется немногочисленная группа вегетативных луковичек . . . . 14.

12. Прикорневой лист расширен до 5—8 мм в средней части, узкоэллиптический. Листочки околоцветника 12—16 мм дл., цветоножки почти равные, 2.5—3 см дл. Коробочка в 3 раза короче околоцветника, сужающаяся к основанию. Цветонос погружен в почву. Приземистые растения верхнего пояса гор . . . . 6. *G. bezengiensis*.

— Прикорневой лист слабо расширен выше середины до 1—2.5 мм, узко линейно-ланцетный. Листочки околоцветника 8—12 мм дл., на коротких (0.5—2 см) цветоножках. Коробочка наполовину короче околоцветника, продолговатая. Надземный участок цветоноса хорошо выражен. Края листьев в соцветии и цветоножки курчаво опушенные. Растения предгорий и нижнего пояса гор. 7. *G. chanae* . . . . 13.

13. Возвышающиеся над почвой, стандартного облика, 3—6(7)-цветковые растения . . . . 7а. *G. chanae* var. *chanae*.

— Миниатюрные, 1—3 см в надземной части, одно-, двуцветковые растения равнин и предгорий с очень слабо выраженным расширением (до 1—1.5 мм) прикорневого листа . . . . 7б. *G. chanae* var. *oppressa*.

14. Верхний конец прикорневого листа уплощен с боков в дорсивентральном направлении в полый колпачок 15—25 мм. Цветоножки с редким опушением, в процессе цветения удлиняются и поникают, а цветонос и прикорневой лист обычно полегают. Околоцветник до 23 мм дл., остается воронковидно раскрытым после цветения. Коробочка вполовину короче околоцветника, округлая . . . . 9. *G. charadzeae*.

— Верхушка прикорневого листа постепенно заострена, без колпачка и полости. Растения мягкие, зеленые, прямостоячие. Цветоножки голые, в процессе цветения удлиняются и отклоняются в стороны. Околоцветник до 14 мм дл., во время цветения раскрыт воронковидно, потом сомкнут в трубку. Коробочка около трети длины околоцветника, трехсферно округлая . . . . 8. *G. helenae*.

15(2). Растения ксероморфного облика, жесткие, с поверхностным продольным армированием из полос колленхимы на цветоносе и по всем ребрам листьев. Прикорневой лист узколинейный, на поперечном срезе от 3 выступающих снизу ребер неправильно пятигранный. Семена тонкоплоские. Вегетативное размножение в ювенильной стадии. (Sect. 5. *Platyspermum*) . . . . 16.

— Растения мезоморфного облика без выраженных ребер жесткости. Прикорневые листья треугольно-округлые или желобчато треугольные, часто с центральной полостью. Цветонос гладкий, округлый, обычно полый . . . . 26.

16. Оболочки луковицы продолжены до поверхности почвы в виде тонкосетчатой шейки. Подземные участки прикорневых листьев в имматурный период сильно расширены, в надземной части уз-

колинейиые, в сечении пятигранные (ширина почти равна высоте). Вегетативиые луковнчки в виде немногочисленной компактной группы, снизу густо бородавчатые . . . . 17.

— Оболочки луковиц мочвлятся н не продолжены в шейку, образуют короткий волокиистый воротничок. Прикорневые листья в сечении желобчато пятигранные (ширина превышает высоту). Луковички отсутствуют или одиночные, сидячие нли на столонах, гладкие или охвачеиы собственными склернфицированными корнямн . . . . 20.

17. Растения с хорошо выраженным надземным участком нветоноса, часто очень высокие (до 30 см). В процессе цветения сильно удлиияются листочки околоцветника (6—21 мм) и цветоножки (0.5—12 см), цветки раскрываются поочередно и в соцветии одновременно присутствуют отцветшне цветки на максимально длинных цветоножках и миниатюрные бутоны у основания зонтика. У ювеиильных растений формируется вначале одна, нотом группа продолговатых, свисающих, столоноподобных вегетативных луковичек. В имматурном состояиии часто присутствует два прикорневых листа . . . . 23. *G. quasitenuifolia.*

— Растения с незначительно выраженным надземиым участком цветоноса, часто соцветие расположено у поверхности почвы и волокнисто-сетчатая шейка (1.5—10 см) охватывает почти весь цветонос. Прикорневой лист узколинейный, дуговидно загнут или закручен. Цветоножки почти равные, в 1.5—2 раза превышают длинио оттянутые на верхушке листочки околоцветника (8—23 мм). Количество вегетативных луковичек с каждым ювенильным циклом увеличивается (с 1 до 4—6), что приводит к деформации нх формы (от вашлевидной до многогранной). 22. *G. reticulata* . . . . 18.

18. Растения средних размеров (от основания луковицы до вершииы околоцветника 9—13 см), с хорошо выраженной, длинной, до поверхиости почвы, волокнисто-сетчатой шейкой (7—10 см). Склерифицированные корни отсутствуют (у молодых генеративных особей иногда сохраняются их остатки от ювенильного периода). Листочки околоцветника (15—23 мм) длинно оттянутые на верхушке . . . . 22а. *G. reticulata* var. *reticulata.*

— Растения низкорослые, часто одноцветковые, с умеиьшенными размерами всех органов и неглубоким положением луковицы. Склерифицированные корни более или менее густо окружают луковицу. Шейка 1.5—5 см выс., намного короче цветоноса . . . . 19.

19. Листочки околоцветника 8—10 мм дл. . . . . 22б. *G. reticulata* var. *tenuifolia.*

— Листочии околоцветника более 10—15 мм дл. . . . . 22в. *G. reticulata* var. *pascualis.*

20. Луковицы генеративных растений густо оплетены утолщенными или дистально утончающимися склерифицированными агеотропными корнями текущего и предшествующих циклов. Растения равнин и нижнего пояса гор . . . . 21.

— Луковицы без склерифицированных корней только с тонкими геотропными корнями второго цикла, или иногда о одиночными, сохраиившнмися от ювенильной стадии утолщенными корнями. Растеиия среднего и верхнего поясов гор . . . . 25.

21. Растения одиночные, ие образуют куртинок с разновозрастными особями (рядом растущие особи обычно одновозрастные) . . . . 22.

— Растения обычно скучеиные в куртинки из разновозрастных особей . . . . 24.

22. Растения вытянутые, очень тонкие, 5—18 см выс. Прикорневой лист нитевидный. Луковица густо оплетена тонкими склерифицированными корнями, утолщенными у основания и сильно утончающимися к дистальному концу. Соцветие 1—2(3)-цветковое иа очень тонких цветоножках разной длины. Листочки околоцветника узколаицетные, остро оттянутые, удлиияются в процессе цветения, 7—13 мм дл., во время цветения в виде узкой воронки, после — плотно сомкнуты . . . . 26. *G. caroli-kochii.*

— Растения крепкие. Прикорневой лист с округлой или узкой полостью. Склерифицированные корни утолщены на всем протяжении . . . . 23.

23. Растения коренастые (до 10 см), с коротким участком цветоноса над поверхностью почвы, 2—3-цветковые. Цветоножки густо короткощетинистые, в виде узкого пучка, короче или равны листочкам околоцветника, очень узким, линейно-ланцетиым, длинно оттянутым. Прикорневой лист с крупной полостью. Вегетативное размножение отсутствует. В течение ювенильного периода с помощью столонов углубления происходит поэтапное смещение луковицы в глубь почвы . . . . 18. *G. taurica.*

— Растения более крупные, мощные (10—20 см), с высоко поднятым над поверхностью почвы соцветием, многоцветковые. В имматурный период одно или двулистные (без цветоноса) особи образуют на конце горизонтального столона 2—5 см дл. округлую одиночную луковичку, оплетенную собственными склерифицированными корнями. Прикорневой лист пятигранный, глубокожелобчатый, с узкой, щелевидной полостью между двумя рядами проводящих пучков (у ювенильных особей лист узкий и полость округлая). Листочки околоцветника ланцетные, приостренные . . . . 19. *G. eleonorae.*

24. Растения скучены в густые дерновинки с многочисленными ювенильными особями с необычно разнообразными для представителей рода способами замещения побегов и вегетативного размножения (в зависимости от возраста последовательно сменяется два типа замещения го-

дичных побегов: вначале с помощью столона углубления, позже без столона; одновременно происходит смена пяти типов вегетативного размножения: в первые годы ювенильного возраста образуется луковичка на длинном столоне, позже два, три столона, еще позже совместно формируются один столон и сидячая луковичка, позже — только сидячая луковичка, в генеративном состоянии вегетативное размножение отсутствует). Цветоножки разной длины, обычно превышают листочки околоцветника, при плодах сближаются в вверх направленный пучок . . . . 24. *G. anonyma*.

— Растения часто образуют куртинки из 2—3 разновозрастных особей. В ювенильный и имматурный периоды ежегодно образуется одиночная, довольно крупная полукаплевидная, сидячая луковичка . . . . 25. *G. commutata*.

25. Растения крепкие, с цветоносом 3—8 см и 2—4-цветковым соцветием. Молодые особи значительно уступают в общих размерах и величине цветков старовозрастным экземплярам. Вегетативное размножение отсутствует. Листочки околоцветника от 8 до 15 мм дл., часто ромбовидно расширенные (до 2—3 мм выше середины). Коробочки крупные (на треть короче околоцветника), овальные . . . . 20. *G. alexeenkoana*.

— Растения низкорослые (цветонос наполовину и более погружен в почву), одноцветковые. Листочки околоцветника 22—27(30) мм дл., 2—3 мм шир. У имматурных особей одиночная луковичка на столоне 2—3 см . . . . 21. *G. menitskyi*.

26(15). Прикорневые листья злаковидные, в сечении треугольно-желобчатые, обычно в количестве двух (у старовозрастных особей — один). Цветонос короткий, до или немного выше уровня почвы, цветоножки сильно удлиняются в процессе цветения. В имматурной и начале генеративной стадий образуется один — несколько длинных, горизонтальных столонов с одиночной, оплетенной собственными склерифицированными корнями, луковичкой на конце. Семена плоские (Sect. 4. *Graminifoliae*) . . . . 17. *G. sarmentosa*.

— Прикорневые листья в сечении округлые, слабо желобчатые, преимущественно с полостью (фистулезные). Цветонос хорошо выражен. Соцветие намного выше уровня почвы, у старовозрастных особей с немного раздвинутыми листьями и цветоножками, цветоножки не удлиняются. Вегетативное размножение в течение всего онтогенеза. У большинства видов в ювенильной стадии количество вегетативных луковичек из года в год увеличивается и они локализованы на боку материнской луковицы; в имматурной — такая группа луковичек (похожая по форме и окраске на соплодие ежевики) локализована на коротком цветоносе, обернута подсоцветным листом и выносится на поверхность почвы; у генеративных особей — одиночная базальная луковичка. Семена вальковатые (Sect. 6. *Fistulosae*) . . . . 27.

27. Прикорневой лист всегда одиночный . . . . 28.

— Количество прикорневых листьев меняется в онтогенезе: в ювенильной стадии — одиночный, в имматурной и первый год генеративной — два, позже — один . . . . 29.

28. Прикорневой лист и цветонос тонкие, без полости (1.2 и до 0.8 мм в диам. соответственно). Растения субтильные, маленькие, 3—5 см выс., 1—2-цветковые, листочки околоцветника узколанцетные, до 8 мм дл. В имматурной стадии на укороченном цветоносе вместо соцветия у поверхности почвы образуется головчатая группа луковичек . . . . 30. *G. glacialis*.

— Прикорневой лист и цветонос с полостью (не более 2—2.5 и около 1 мм в диам. соответственно). Вегетативная луковичка всегда одиночная, головчатая группа луковичек отсутствует. Листочки околоцветника узколанцетные, иногда почти линейные, до 15—18 мм дл. . . . . 28. *G. sulfurea*.

29. Старые генеративные растения значительно крупнее молодых и имматурных особей, а подсоцветный лист у них расположен ниже основания соцветия. Прикорневой лист и цветонос дудчатые (до 4—5 и 1—2 мм в диам. соответственно). В предгенеративный период группа луковичек и похожая на соплодие ежевики головчатая группа хорошо выражены. Листочки околоцветника узкоэллиптические, до 20 мм дл., тупые, часто с нерегулярного характера выемками на верхушке . . . . 27. *G. liotardii*.

— Растения небольшие, и даже у старых генеративных особей прикорневой лист не более 1.5 мм в диам. Листочки околоцветника узколанцетные, до 10 мм дл., притупленные. Подсоцветный лист обычно расположен ниже основания соцветия на 8—12 мм . . . . 29. *G. joannis*.

30(1). Соцветие с очередным листорасположением, удлиненное, одно- или многоцветковое. Семена плоские или в разной степени уплощенные . . . . 31.

— Соцветие компактное, щитковидное, с короткими нижними междоузлиями и удлиненными цветоножками. Семена вальковатые . . . . 35.

31. Прикорневой лист в сечении округлый, всегда одиночный или в виде укороченного рудиментарного фрагмента, второй — в качестве миниатюрного рудимента иногда заметен на верхушке базальной вегетативной луковички. Подсоцветный лист с расширенным основанием, в несколько раз шире прикорневого. Семена гранистые, дольковидные, уплощенные (толстоплоские) (Sect. 8. *Stipitatae*) . . . . 32.

— Прикорневой лист в сечении угловато-желобчатый. В имматурной и начале генеративной стадий присутствует два прикорневых листа. Подсоцветный лист не расширен в основании, незначи-

тельно шире прикорневого. Семена плоские (тонкоплоские), округло треугольные (Sect. 1. *Plecostigma*) . . . . 34.

32. Прикорневой лист отсутствует илн в виде более нли менее выраженного рудимента. В пазухах всех листьев соцветня развивается по небольшой группе вегетатнвных луковичек . . . . 36. *G. gageoides*.

— Прикорневой лист всегда нмеется. Вегетативные луковнчки только у основания цветоноса в компактной группе, кувшиновидные, сглаженно-гранистые . . . . 33.

33. Прнкорневой лист дудчатый, 3—5 мм в диам. Оболочки луковицы и зрелые вегетативные луковички от бурых до темно-коричневых оттенков, последнне — мелкоячеистые, всегда темнее . . . . 34. *G. chomutowae*.

— Прикориевой лист тонкнй, без полости. Оболочки луковицы и зрелые вегетативиые луковички коричневые, последние — почти гладкие (первоначально фасеточная фактура после высыхания приобретает нерегулярно ровный характер) . . . . 35. *G. turanica*.

34. В пазухах второго прикорневого и выше расположенных листьев (иногда только у нижних) развиваютсл одиночные вегетатианые луковнчки . . . . 1. *G. bulbifera*.

— Однночная вегетативная луковичка развивается только в пазухе второго прнкорневого листа в ювенильной и нмматурной стадиях, окутана собственными склернфицированными корнями, в генеративной — отсутствует. Цветоножки после цветения удлиняются в 4—5 раз . . . 2. *G. chlorantha*.

35. Прикорневых листьев всегда 2, нитевидных, желобчатых. Коробочка продолговатая, обратиояйцевндная, суженная к основанию, с глубокой выемкой на верхущке (Sect. 7. *Didymobolbos*) . . . 36.

— Прикорневой лист одиночный, плоский или слабо вогнутый, продольно бороздчатый снизу, узколанцетный. Коробочка короткая, широкая, выпуклая на верхушке (Sect. 2. *Minimae*) . . . . 38.

36. Нижний подсоцветный лиет намного превышает соцветие, широколаицетный (до 7 ым), быстро оттянут в длинное (около половины длины листа) остроконечис, верхняя треть которого цилиндрическая; второй лист короткий, с коротким острокоиечием. Цветоножки бутонов короткие, во время цветения сильно удлиняются. Цветки широко раскрыты, с округлым основанием. В имматурной стадии между ирикорневыми лнетьями образуется группа коричневых или черных, с регулярной ячеистостью, вегетативных луковичек . . . . 32. *G. tenuissima*.

— Нижний подсоцветный лист узколанцетный (до 3 мм шир.), короче соцветня, постепенно заостряется в короткое цилиндрическое остроконечие . . . . 37.

37. Невысокие (до 3—6 см выс.), со скрытым в почве цветоносом растения. Прикорневые листья с 3 проводящими пучками. Листочки околоцветника 10—13 мм дл., продолговато-ланцетные, внутренние — широко округленные. Имматурные особи между прикорневыми листьями развивают головчатое скопление из светло коричневых, очень мелких, ячеистых луковичек, в генеративной стадии — одна базальная луковичка (гладкая, потом ячеистая). Цветоножки короткие, редко немного длиннее околоцветннка . . . . 33. *G. bohemica*.

— Растения обычно более крупные, до 12—15 см выс., с поднятым над почвой соцветнем. Прикорневые листья с пятью проводящими пучками. Листочки околоцветника 12—13 мм дл., продолговато ланцетные, притупленные. У ювенильных и нмматурных особей компактная группа луковичек формируется ниже уровня почвы, а в первый год генеративной стадии одна—несколько групп луковичек нередко образуется в пазухах листьев на разных уровнях соцветия, в последующие годы образуется только одиночная, крупная базальная луковичка, до созревания — гладкая, созревшая — ярко коричневая, крупноячеистая со светлыми (наподобие «известковой сетки») гранями ячей . . . . 31. *G. villosa*.

38. Прикорневой лист узколанцетный, почти лииейный, 1—3 мм шир. Оболочки луковицы черно-коричневые. Ювенильные особи образуют рыхлую группу коротко-веретеновидных вегетативных луковичек, орнентированных в разные стороны; луковички рыжеватого оттенка (светлее оболочек), с продольно ячеистой фактурой поверхности. У генеративных особей одиночная, крупная, полукаплевидная базальная луковнчка свисает с основания цветоноса вниз. Верхняя поверхность подсоцветного листа с извилистым опушением . . . . 3. *G. minima*.

— Прикориевой лист ланцетиый, 5—12 мм шир. Оболочки луковицы светло-коричневые. Вегетативные луковички у ювенильных растений немногочисленные, полукаплевидные, полукольцом охватывают материнскую луковицу. У генератнвных особей многочисленные луковички плотно сжаты в сферическую группу, гранистые, только базальная луковичка у основания цветоноса полукаплевидной формы. Подсоцветный лист голый . . . . 4. *G. confusa*.

Система рода *Gagea* (Левичев, 1990) значительно модернизирована. Основанием для модернизации послужила концепция неотенической дивергенции (Левичев, 2003б, 2005а; Levichev, Krasovskaya, 2005).

Среди эволюционных тенденций анцестрального филума, из которого обособились лилейные s. l., феномену неотении, несомненно, принадлежала значительная

роль, «...не может быть сомнений в том, что в эволюции порядков, классов и типов педоморфоз играет обычно очень крупную, а иногда исключительную роль. Путем неотении и последующей прогрессивной эволюции могли возникнуть многие совершенно новые группы растительного мира» (Тахтаджян, 1943 : 94). В результате реализации этой эволюционной особенности возникли запасающие органы, в том числе разные типы луковиц «и все другие известные нам виды метаморфоза органов» (Тахтаджян, 1943 : 81). Многократно повторявшиеся в процессе эволюции неотенические ароrенезы привели к образованию многих родо- и видоспецифических структурных изменений (цветонос, столон, филлокладий, филлоподий, филлодий, рудимент, фитомер, зародыш, двойной интегумент и др.), способствовали миниатюризации размеров органов, уменьшению числа метамеров, сокращению общей продолжительности жизни (наиболее наглядно проявляющиеся у растений с эфемероидным типом развития), уменьшению срока функционирования замещающих побегов от полицикличных до трех, двух циклов, а у *Gagea* (и частично у других луковичных) сформировали скрытодициклический тип развития (Левичев, 2001а). У современных представителей ряда лилейных s. str., луковых, ирисовых, амариллисовых, других однодольных, как и у некоторых двудольных (Васильченко, 1965) неотенически трансформированные листовые пластинки на прикорневом уровне побега дефинитивного возраста (Helikomrphie sensu Diels, 1906) имеют видоспецифическое значение (Левичев, 2001б). Иными словами, внутри конкретных родов виды отличаются друг от друга, в том числе и по степени неотенической трансформации листьев прикорневой формации. Крупный, насчитывающий почти 250 видов (Levichev, 1999b), род *Gagea* особо показателен широким диапазоном неотенических проявлений в строении прикорневых листьев генеративных особей: от плоской, типично бифациальной пластинки с горизонтальным рядом многочисленных проводящих пучков, сужаемой в подобие черешка к основанию (тип листа, квалифицируемый как проявление наименьшей степени неотенизации в пределах данного рода), до нитевидной семядолеподобной пластинки унифациального типа с единственным проводящим пучком в центре (одна из наибольших степеней неотенизации); от листовой пластинки, одновременно сочетающей унифациальное и бифациальное строение вдоль своей оси, до листа сугубо унифациальной структуры (Левичев, 2003б), до небольшого фрагмента такого унифациального листа, до его рудимента, с последующим переходом данного прикорневого фитомера в наиболее неотенизированное состояние — в категорию «молчащих» (Левичев, 2005а; Levichev, Krasovskaya, 2005). «Молчащие» фитомеры габитуально себя почти не проявляют. Об их присутствии можно судить либо по косвенным признакам (цикличность, безлистный цветонос, различия в строении прикорневой и стеблевой формаций листьев, срастание листовой пластинки с цветоносом), либо по присутствию вегетативных луковичек и по особенностям их локализации вдоль побега.

Закономерности и особое разнообразие неотенизации листьев прикорневого уровня, несомненно отражающие этапы поступательной трансформации прикорневой пластинки и фитомера в целом (Левичев, 2005а; Levichev, 2005) как в онтогенезе, так и в эволюции, позволяют сделать вывод о ведущей роли неотенической дивергенции в филогенезе рода (Levichev, Krasovskaya, 2005). Оставаясь облигатными мезофитами, неотенизированные *Gagea* произрастают в наиболее экстремальных местообитаниях (аридных, холодных или хозяйственно используемых), демонстрируя тем самым повышенную специализацию к неблагоприятным факторам среды. В оптимальных условиях распространены таксоны с незначительной или малой степенью неотенических преобразований. В большинстве секций при-

сутствуют группы родственных видов, мало отличающиеся в степени неотенизации, и одновременно внутри таких подразделений рода, равно как и среди всей совокупности его представителей, можно произвести ранжирование по этой особенности в очень широком диапазоне. По форме сечения прикорневого листа и ряду сопутствующих признаков определяется степень неотенизации конкретного таксона в пределах рода (или по совокупности листовых сечений — степень неотенизации таксономической группы), для чего используется разработанный «эмпирический эталонный ряд неотенизации» в виде определенной последовательности из генерализованных форм сечения листовой пластинки (Левичев, 2003б : 73). Для представителей рода с любым типом пластинки этот эталонный ряд отражает одновременно: возрастную изменчивость листа в онтогенезе (слева направо), степень неотенизации таксона (справа налево) и ряд других закономерностей (Левичев, 2003б).

В данном конспекте подразделения рода и виды расположены в последовательности увеличения степени неотенизации.

Sect. 1. ***PLECOSTIGMA*** (Turcz.) Pascher,

1904, Lotos, 52, 24 : 116; id., 1907, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19 : 374, «*Plerostigma*». — *Plecostigma* Turcz., 1844, in Trautv., Pl. Imag. : 8. — *Gagea* sect. *Platyspermum* Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 204, p. p., excl. typo. — *G.* sect. *Euplatyspermum* Miscz., 1912, Fl. Cauc. Crit.: 169, p. p., excl. typo. — *G.* sect. *Hornungia* (Bernh.) Davlianidze, 1972, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 29 : 72, p. p., excl. typo.

Лектотип (Левичев, 1990 : 232): *G. pauciflora* Turcz. ex Ledeb.

Ser. 1. *EUCHLORANTHAE* (Pascher) Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 102, p. min. p., quoad typum. — *Gagea* B *Euchloranthae* Pascher, 1907, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19 : 369, p. min. p. — *G.* sect. *Platyspermum* Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 204, p. p., excl. typo. — *G.* Reihe *Reticulatae* Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 115, p. p., excl. typo. — *G.* A *Eureticulatae* Pascher, 1907, l. c. : 366, p. p., excl. typo. — *G.* subsect. *Chloranthae* Davlianidze, 1972, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 29 : 72, «*Chloranthae* (Pasch.) Davl.».

Тип: *G. chlorantha* (Bieb.) Schult. et Schult. f.

1. *G. bulbifera* (Pall.) Salisb., 1806, in Koenig et Sims, Ann. Bot. 2 : 557. — *Ornithogalum bulbiferum* Pall., 1773, Reise Russ. Reichs, 2 : 736, tab. Q. — *Gagea bulbifera* ß *major* Besser ex Schult. et Schult. f., 1829, Syst. Veg. 7, 1 : 552. — *G. polyphylla* Steven, 1857, Bull. Soc. Nat. Moscou, 30, 3 : 83. — *G. bulbifera* var. *chersonica* Lindem., 1882, Fl. Chers. 2 : 228. — *G. bulbifera* var. *armena* Miscz., 1912, Fl. Cauc. Crit. 2, 4 : 175 (lectotypus Levichev hoc loco: «Armenia. Prov. Erivan. Ad castell. Chorrirab. pr. fl. Aras. In rupestribus umbrosiusculis. 2700′, 25 III 1902, Alexeenko» — LE!). — *G. bulbifera* f. *ebulbillifera* Grossh., 1918, Тр. Общ. исп. природы Харьк. ун. 49 : 9.

Описан с побережья Каспийского моря. Лектотип (Левичев, hoc loco): «in aridis limosis ad Wolgam et Jaicum [P. Pallas] Herb. Linn. N 428.17» (LINN, photo LE!).

ВП: Тер.-Сулак.; **ЦК**: В. Кум.; **ВК**: Ман.-Самур.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Мург.-Муровд., Н. Кур.; **ЮЗЗ**: Джав.-В. Ахур.; **ЮЗ**: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зан.

Указан для **ВЗ**: Ширв.; **ЮЗ**: Дар. (Таманян, 2001 : 110).

Центр. (Венгрия), Юго-Вост. (Румыния), Вост. (Молдавия, Украина, юг России) Европа; Сев. (юг Зап. и Центр. Сибири), Юго-Зап. (Турция, сев. Иран), Ср. (Казахстан, Киргизия) и Центр. (Монголия, сев. Китай) Азия.

Примечание. Указание, что голотип находится в LE (Гроссгейм, 1935; Давлианидзе, 1976; Wendelbo, Rechinger, 1990), не соответствует действительности. Автентиков в LE не найдено. По этой

причине в качестве лектотипа выбран образец Палласа, находящийся в гербарии Линнея. Крупные и многоцветковые экземпляры, описанные как *G. bulbifera* ß *major*, var. *chersonica* и var. *armena*, в пределах всего обширного ареала вида обычно соседствуют с мелкими особямн (о чем упоминает и сам Мнщенко при описании разновидностн), что свидетельствует об экологической н возрастной изменчивости, не обладающей таксоиомическим значеннем. 2n = 24.

2. *G. chlorantha* (Bieb.) Schult. et Schult. f., 1829, Syst. Veg. 7, 1 : 551. — *Ornithogalum chloranthum* Bieb., 1819, Fl. Taur. Cauc. 3 : 264. — *Gagea caucasica* Stapf, 1885, Denkschr. Acad. Wien, 50, 2 : 15 (lectotypus Levichev hoc loco: «Auf einer Hühel an einer Station пach Jelisabethapol. 6 April [1882. Pichler]» — WU!). — *G. aurea* K. Koch, 1849, Linnaea, 12 : 229 (neotypus (Levichev et Tison, 2004a : 121): «N 919. *Gagea chlorantha*. Prope Tiflis, im monte Besobdal in prov Bambaki et in monte Alwar, legit Dr. Koch, 1837. Hb. Meyer» — LE!). — *G. chlorantha* var. *tenuifolia* Miscz., 1908, Acta Hort. Bot. Univ. Jurjev. 9, 2 : 78 (typus: «Helenendorfh, 1836, Hohenacker» — LE!). — *G. chlorantha* var. *hohenackeri* Miscz., 1912, Fl. Cauc. Crit. 2, 4 : 176, nom. illeg. (typus: «Helenendorfh, 1836, Hohenacker» — LE!). *G. chlorantha var. bibulbosa* Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 194.

Описан из Дагестана. Голотип: «Ex agro Kisljariensi, M[arschall Bieberstein]» (LE — Herb. Bieb.!).

ВП: Тер.-Сулак.; **ЦК**: В. Тер.; **ВК**: Ман.-Самур., Кубин.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; **ЮЗ**: Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; **Т**.

Юго-Зап. Азия (Турция, сев.-зап. Иран).

Примечание. Вид проявляет очень снльную изменчивость по габитусу. Основу такой изменчивости составляют естественные, но гипертрофированно выраженные у данного вида возрастные колебания линейных размеров растений как в оитогенезе, так и в каждом годичном цикле. Молодые, только перешедшие в генеративную стадию особи очень миниатюрны: 2—3(5) см в выс., 1—2-цветковые, с очень тонкими, линейными листьями. Но к фазе плодоношения их высота увелнчивается в 3—5 раз. Вторичное значение, но существенно усилнвающее возрастные особенности, имеет экология: в защищенных от выпаса и вытаптывания местообитаниях и на плодородных почвах размеры всех органов и растения в целом более крупные; листья, оставаясь линейнымн, приобретают ширину в 2—3(5) мм. Однако даже такие мощно развитые экземпляры в ранневесеннее время низкорослы и имеют короткие цветоножки. В процессе цветения, и особенно прн созревании коробочек, длина цветоножек многократно увеличивается и размеры растения достигают 20—30 см. Помимо лннейных размеров, в онтогенезе существенно изменяется структура побега. В ювенильный период растения однолистные, но в пазухе редуцироваиного второго прикорневого листа ежегодно формируется довольно крупная вегетативная луковичка. В имматурный и в первый—второй год генеративного периодов образуется 2 хорошо развитых, свободных прикорневых листа и продолжает ежегодно формироваться вегетативная луковнчка. В последующих циклах (и до конца онтогенеза) второй прикорневой лист срастается с цветоносом и отделяется от него в виде нижиего подсоцветного листа, а вегетативное размножение прекращается. Таким образом, для выделения в качестве самостоятельных таксонов *G. chlorantha* var. *tenuifolia* (=var. *hohenackeri*) и var. *bibulbosa* нет таксономнческих оснований, поскольку это возрастные состояния *G. chlorantha*. По этой же причнне в снноннмы переведена и *G. aurea* K. Koch, описанная по экземплярам *G. chlorantha* в молодом возрасте (двулуковичные и с двумя прикорневыми листьями). Название var. *hohenackeri* является незаконным (Международный..., 2001, Ст. 52.1, 52.2.b), поскольку было использовано как замена зпитета *tenuifolia*, по мнению Misczenko (1912—13 : 176), «часто применявшегося». 2n = 24(25).

Sect. 2. *MINIMAE* (Pascher) Davlianidze,

1973, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 30 : 62. p. p., excl. *G. tenera* Pascher. — *Gagea* Reihe *Minimae* Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 113, p. min. p. — *G.* sect. *Nudiscaposae* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 5 : 1062, p. min. p., excl. typo. — *G.* subsect. *Minimae* (Pascher) Pascher, 1907, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19 : 357, p. min. p.

Тип: *G. minima* (L.) Ker Gawl.

Ser. 1. *MINIMAE* (Pascher) Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 70, «ser. *Minimae* Terr.», p. min. p. — *Gagea* Reihe *Minimae* Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 113, p. min. p. — *G.* ++ *Minimae* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 5 : 1064.

Тип: *G. minima* (L.) Ker Gawl.

3. *G. minima* (L.) Ker Gawl., 1816, Quart. Journ. Sci. Lit. Arts (London), 1 : 180. — *Ornithogalum minimum* L., 1753, Sp. Pl. : 306; — *O. minus* Gilib., 1792, Exerc. Phyt. 2 : 468. — *Gagea stellaris* Salisb., 1806, in Koenig et Sims, Ann. Bot. 2 : 556, nom. illeg. (neotypus Levichev hoc loco: «Linn. Herb. 428.4» — LINN, photo LE!). — *Ornithogalum sternbergii* Hoppe, 1806, Bot. Zeit. 5 : 339. — *O. callosum* Kit. ex Schult., 1814, Oester. Fl. 1 : 557. — *O. gracile* Hagen, 1819, Chlor. Borus. : 122. — *O. haynii* Baumgart., 1816, Enum. Stir. 1 : 294. — *Gagea sternbergii* (Hoppe) Sweet, 1826, Hort. Brit. : 418. — *G. callosa* (Kit.) Schult. et Schult. f., 1829, Syst. Veg. 7, 1 : 554. — *G. baumgarteniana* Schur, 1866, Enum. Pl. Transsil. : 667. — *G. minima* var. *albiflora* Zinger, 1881, Bull. Soc. Nat. Moscou, 61, 2 : 333. — *G. minima* f. *robusta* Piotrovski, 1897, Verhand. Bot. Ver. Prov. Brand. 39 : 28. — *G. callosa* var. *alpina* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 5 : 1065. — *G. minima* f. *rufula* A. Terracc., l. c. — *G. minima* f. *paradoxa* Illitsch., 1927, Записки Полтав. агрокоопер. техн. Т. 1 : 28.

Описан из Швеции («in hortis oleraceis, Uplandiae presertim»). Лектотип (Stearn, 1983 : 148): «Linn. Herb. 428.4» (LINN, photo LE!).

ЗП: З. Ставр.; **ЗК**: Уруп-Теб.

Указан для **ЦЗ**: Лори; **ВЗ**: Мург.-Муровд.; **ЮЗ**: Ерев., Севан., Мегр.-Зан. (Таманян, 2001 : 91).

Сев., Центр., Южн., Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

Примечание. В «Species plantarum» (Linnaeus, 1753) указано общее известное на тот период распространение вида: «in Europae cultis oleraceis». По этой причине выше процитирована «Flora Svecica» (Linnaeus, 1745 : 97), которая предшествовала «Species plantarum» и в которой конкретизируется территория, где вид первоначально изучался, а в обширном примечании даны его отличия от *G. lutea*. Следует согласиться с предложением W. Stearn о выборе в качестве лектотипа образца «Linn. Herb. 428.4», несмотря на то что географическое происхождение его неизвестно и растение находится в плохом состоянии (два соцветия, отсутствуют луковицы и прикорневые листья). Эти фрагменты без сомнений несут совокупность признаков, традиционно связанных с названием *G. minima*. Других, достоверно изучавшихся Линнеем образцов этого вида, по-видимому, не сохранилось. Из-за типографских ошибок, сопровождающих публикацию Stearn, следует подтвердить правильность выбора образца 428.4 в качестве лектотипа со следующими исправлениями: в публикации Stearn (1983 : 148) во второй строке после «= *Gagea minima*...» вместо «Linn. Herb. 4284» следует читать «Linn. Herb. 428.4», на пятой строке — вместо «Linn. Herb. 4283» следует читать «Linn. Herb. 428.4». Биномиал *G. stellaris* Salisb. произведен от долиннеевского родового названия *Stellaris* (Dillenius, 1718 : 38). В этом роде Dillenius (1719 : 38, Appl. 110) обозначил 3 таксона *Ornithogalum*, известных сегодня как *G. lutea*, *G. villosa* и *G. pusilla*. Salisbury к своему названию *G. stellaris* в качестве синонимов цитирует 7 авторов, 4 из которых указывали *G. minima*, включая базионим этого вида («Linnaeus, 1762 : 440»), 2 — *G. villosa* и 1 — *G. lutea*. В приводимой Salisbury к *G. stellaris* характеристике: «...petalis argute lanceolatis; pericarpio brevissimo, suborbiculari» указаны очень характерные для *G. minima* признаки: острые листочки околоцветника и очень короткая, почти округлая коробочка. Впоследствии только у *G. minima* листочки околоцветника сворачиваются в трубку и «звездчато» топорщатся, что косвенно объясняет причины выбора этого долиннеевского названия в качестве эпитета. Характеристика Salisbury и указание базионима *G. minima* позволяют предложить для названия *G. stellaris* в качестве неотипа цитировавшийся выше образец «Linn. Herb. 428.4» (см. примечание к sect. *Didymobolbos*). 2n = 24.

Ser. 2. MINIMOIDES (A. Terracc.) Levichev comb. nov. — *Gagea* ≠≠ *Minimoides* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 5 : 1066, p. p. — *G.* subsect. *Minimae* (Pascher) Pascher, 1907, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19 : 357, p. min. p., excl. typo. — *G.* sect. *Nudiscaposae* A. Terracc., 1935, в Гроссг., Фл. СССР, 4 : 69, p. p., excl. typo, quoad cyclus *Minimoides* A. Terracc., — *G.* sect. *Minimoides* (A. Terracc.) Levichev, 1990, Бот. журн. 75, 2 : 229.

Тип: *G. minimoides* Pascher = *G. confusa* A. Terracc.

4. *G. confusa* A. Terracc., 1904, Boll. Soc. Orticol. Mutuo Soc. Palermo, 2, 3 : 33. — *G. minimoides* Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 124 (lectotypus Levichev hoc loco: «Persia borealis, in jugo Charson prope Kascoin, 1882, Th. Pichler» — WU!, photo LE!). — *G. platyphyllos* Pascher, 1906, Feddes Repert. Veg. 2 : 67.

Описан из Ирана. Лектотип (Wendelbo et Rechinger, 1990 : 18): «Persia, in apricis paulo infra nives in faucibus Kaschan, 27 IV 1882, Th. Pichler» (WU!, photo LE!).

ВЗ: Мург.-Муровд.; **ЮЗ**: Севан., Нах., Мегр.-Зан.; **Т**.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, зап. Иран).

Примечание. Приоритет *G. confusa* оспаривался относительно *G. minimoides* (Terracciano, 1904; Stafleu, Cowan, 1986). Первое название опубликовано на месяц раньше. На образце лектотипа *G. minimoides* присутствует поздний (II 1906) автограф A. Pascher: «*G. confusa*», а на изолектотипе *G. confusa* (WU) к такому же автографу A. Pascher в скобках добавил: «*G. minimoides*», признав приоритет A. Terracciano. 2n = 36.

Sect. 3. ***GAGEA***,

Давлианидзе, 1972, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 29 : 73. — *G.* subgen. *Gagea*, 1904, in Pascher, Lotos, 52, 24 : 110, «*Eugagea*», p. min. p. — *G.* sect. *III* W. D. J. Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. et Helv. : 713 (lectotypus Levichev hoc loco: *G. lutea* (L.) Ker Gawl.). — *G.* A *Holobulbos* K. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 226, p. p. (lectotypus (Levichev, 1990 : 227): *G. lutea* (L.) Ker Gawl.). — *G.* sect. *Holobolbos* (K. Koch) Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 203. — *G.* sect. *Nudiscaposae* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 5 : 1062, p. p. (lectotypus (Levichev, 1990 : 227): *G. lutea*).

Тип: лектотип рода.

Ser. 1. *GAGEA* Левичев, 1990, Бот. журн. 75, 2 : 227. — *G.* sect. *Holobolbos* (K. Koch) Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 203, p. p. — *G.* + *Sylvaticae* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 5 : 1070, «*Silvaticae*», p. p. — *G.* A *Unibulbosae* A. Terracc., 1905, l. c., ser. 2, 5 : 1070, p. p. (lectotypus (Levichev, 1990 : 228): *G. lutea* (L.) Ker Gawl.). — *G.* ser. *Unibulbosae* (A. Terracc.) Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 78, p. p. — *G.* ser. *Sylvaticae* (A. Terracc.) Davlianidze, 1973, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 30 : 62, «*Silvaticae*», nom. superfl.

Тип: лектотип рода.

5. *G. lutea* (L.) Ker Gawl., 1809, Bot. Mag. 30 : tab. 1200. — *Ornithogalum luteum* L., 1753, Sp. Pl. : 306. — *O. majus* Gilib., 1792, Exerc. Phyt. 2 : 467. — *O. sylvaticum* Pers., 1794, Usteri Ann. 11 : 7, nom. illeg. — *Stellaris lutea* (L.) Moench, 1794, Meth. Pl. : 303, nom. illeg. — *Gagea fascicularis* Salisb., 1806, in Koenig et Sims, Ann. Bot. 2 : 555, nom illeg. (neotypus (Levichev hoc loco: icon nom. pre-Linn. «Bulbus sylvestris» in Fuchs, 1542, Hist. Stirp. : 169, = *G. lutea* (L.) Ker Gawl.). — *G. bracteolaris* Salisb., l. c. : 556, p. p., nom. illeg. (neotypus Levichev hoc loco: icon nom. pre-Linn. «Bulbus sylvestris» in Fuchs, 1542, Hist. Stirp. : 169, = *G. lutea* (L.) Ker Gawl.). — *Ornithogalum persoonii* Hoppe, 1807, Bot. Zeit. Gesell. Regensb. 6 : 133, fig. — *Gagea glauca* Sweet, 1826, Hort. Brit. 1 : 418. tab. 177. — *G. sylvatica* (Pers.) Loud., 1830, Hort. Brit. : 134. — *G. transsilvanica* Schur, 1853, Verh. Siebenb. Ver. Naturw. 4 : 75. — *G. lutea* var. *viridis* Schur, l. c. — *G. lutea* var. *pratensis* Schur, l. c. — *G. lutea* var. *uniflora* Schur, l. c. — *G. lutea* var. *gracillima* Schur, 1866, Enum. Pl. Transsil. : 667. — *G. lutea* var. *maxima* Schur, l. c. — *G. lutea* var. *simplex* Schur, l. c. — *G. lutea* var. *sylvatica* Lindem., 1882, Fl. Chers. 2 : 227. — *G. lutea* var. *glaucescens* Lange, 1883, Fl. Dan. 17 : 5, tab. 3016. — *G. lutea* var. *major* Goiran, 1884, N. Gi-

orn. Bot. It. 16 : 128. — *G. lutea* var. *minor* Goiran, l. c. — *G. lutea* var. *pubescens* Goiran, l. c. — *G. lutea* var. *bifida* Goiran, l. c. — *G. lutea* var. *prolifera* Goiran, l. c. — *G. lutea* var. *bulbifera* Goiran, l. c. — *G. lutea* var. *monantha* Goiran, l. c. — *G. szepusiana* Ullep., 1886, Österr. Bot. Zeitschr. 36, 12 : 399. — *G. glauca* Blocki, 1887, Deutsch. Bot. Monatsschr. 5, 5 : 65, nom. superfl. — *G. lutea* var. *glauca* (Blocki) Klein, 1891, in Seubert, Exkursionsflora für das Grossherzogtum Baden, 5 : 80, nom. inval. — *G. scepusiensis* Sagon. et G. Schneid., 1891, Fl. Carp. Centr. 2 : 486, nom abort. — *G. lutea* var. *latifolia* A. Terracc., 1905, Bull Herb. Boiss., ser. 2, 5 : 1071. — *G. lutea* var. *angustifolia* A. Terracc., l. c. — *G. lutea* var. *australis* A. Terracc., l. c.: 1072. — *G. lutea* var. *poliphylla* A. Terracc., l. c. — *G. lutea* var. *foliosa* A. Terracc., l. c. — *G. lutea* var. *longifoliae* A. Terracc., l. c. — *G. lutea* var. *glaucae* A. Terracc., l. c. — *G. lutea* var. *spathaceae* A. Terracc., l. c. — *G. sylvatica* var. *vistulensis* Zapal., 1906, Consp. Fl. Galic. 1 : 170, «*silvatica*». — *G. sylvatica* var. *vistulensis* f. *major* Zapal., l. c. — *G. sylvatica* var. *vistulensis* f. *cracoviensis* Zapal., l. c.: 171. — *G. lutea* var. *banatica* Ashcers. et Graebn., 1907, Syn. Mitteleur. Fl., 3 : 91. — *G. lutea* var. *banatica* f. *szepusiana* (Ullep.) Ashcers. et Graebn., l. c. — *G. lutea* var. *bulbifera* G. Grint., 1927, Publ. Nat. Rom. 9 : 185, nom. superfl. — *G. lutea* var. *bulbifera* (G. Grint.) Zachar., 1966, Fl. Rep. Soc. Rom. 11 : 167, nom superfl. — *G. lutea* f. *simplex* (Schur) Zachar., l. c. — *G. lutea* f. *szepusiana* (Ullep.) Zachar., l. c: 168. — *G. lutea* f. *gracillima* (Schur) Zachar., l. c. — *G. lutea* var. *transsilvanica* (Schur) Zachar., l. c. — *G. lutea* f. *transsilvanica* f. *maxima* (Schur) Zachar., l. c. — *G. lutea* var. *transsilvanica* f. *banatica* (Ashcers. et Graebn.) Zachar., l. c. — *G. lutea* f. *bulbillifera* Zoz et Kultenko, 1977, Novosti Sist. Vyssh. Nizsh. Rast.: 129, fig. 1. — *G. lutea* subsp. *orosie* P. Monts., 1980, Anal. Jard. Bot. Madrid. 37, 2 : 620.

Описан по гербарным материалам из Швеции и Нидерландов («in Europe cultis macellis»). Неотип (Левичев, hoc loco): icon nom. pre-Linn. «*Bulbus sylvestris*» in Fuchs, 1542, Hist. Stirp.: 169, =*G. lutea* (L.) Ker Gawl.

ЗП: З. Ставр.; **ВП**: В. Ставр.; **ЗК**: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб.; **ЦК**; **ВК**: В. Сулак.; **ЗЗ**: Абх.; **ЦЗ**; **ВЗ**: Алаз.-Агрич., Караб.

Указан для **ВЗ**: Мург.-Муровд. (Таманян, 2001 : 95).

Атл., Сев., Центр., Южн., Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев.-зап. Иран).

Примечание. Имеются разные указания на местонахождения типа: «Описан из Англии. Тип в Лондоне» (Гроссгейм, 1935 : 79; Давлананндзе, 1976 : 123), «Typus: Europa» (Wendelbo, Rechinger, 1990 : 21), «Type: Upsala, Linn. 428.4 LINN» (Dasgupta, Deb, 1986 : 89). Образец «Linn. Herb. 428.4» не может служить типом, поскольку это *G. minima* (L.) Ker Gawl. Существует предложение о выборе лектотипа: «Linn. Herb. 428.3 (LINN)» (Stearn, 1983 : 147), которое подлежнт отклонению, поскольку на этом гербарном лнсте находится совершенио другое растение, определенное мною как *Lloydia triflora* (Ledeb.) Baker. В настоящее время, по-видимому, ие существует образца *G. lutea*, о котором доподлинно известно, что он изучался C. Linnaeus (Stearn, 1983 : 148), и в качестве лектотипа лучше всего выбрать одно из долнннеевских изображенй. Под названнем «*Bulbus sylvestris*» находнтся нанболее раннй и великолепный рисунок этого вида у L. Fuchs (1542 : 169). По всем параметрам это изображение соответствует диагнозу Linnaeus (1753 : 306), а его несколько худшего качества копии в прямом и зеркальном отражении воспроизводились в последующих изданиях (Fuchs, 1543, 1549, 1550), а также у Dalechamps (1587, 1653) и Bauhin (1651). Линней, несомненно, видел и ссылается на это изображение. Ссылка из «Species plantarum» (Linnaeus, 1753 : 306) на «Hortus Cliffortianus» (Linnaeus, 1737 : 124) выводит нас на упомянутое выше изображеиие: «Bulbus sylvestris fuschii, flore luteo, sive *Ornithogalum luteum* Bauh. hist. 2. p. 623» (= Bauhin, 1651), а в разделе «Bibliotheca Botanica Cliffortiana» (Linnaeus, 1737) знаменитой линнеевской «классификации» ботаников перечислены работы всех 3 публнковавших это изображение авторов. 2n = 36, 72, 96, 132.

Ser. 2. *MONTICOLAE* Levichev, 2005, Бот. журн. 90, 10 : 1591. — *Gagea* ser. *Pusillae* (A. Terracc.) Davlianidze, 1973, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 30 : 62, p. min. p. excl. typo. — *G.* sect. *Holobolbos* (K. Koch) Boiss., 1937, in Stroh, Beih. Bot. Cetn-

ralb. 57 : 497, p. min. p., excl. typo. — *G.* cyclus *Pusillae* (A. Terracc.) Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 80, p. min. p., excl. typo.

Тип: *G. aipetriensis* Levichev.

6. *G. bezengiensis* Levichev, 2005, Бот. журн. 90, 10 : 1586, рис. 1, 2. — *G. pusilla* f. *luxurians* auct non. A. Terracc.: Miscz., 1912, Fl. Cauc. Crit. 2, 4 : 154, p. p., quoad pl. ex Malka.

Описан из Центрального Кавказа. Голотип: «Кабардино-Балкария. Бассейн р. Черек Безенгийский, 7 км к ЮЗ от пос. Безенги, субальпийские пастбища, 2200 м над ур. м, 13 V 1987, № 1257, Н. Н. Портениер» (LE!).

ЦК: Малк.

Эндемик.

2п = ?

7. *G. chanae* Grossh., 1924, Sched. Herb. Pl. Or. Exsicc. 1—8 : 16, **emend.** Levichev hoc loco. — *G. pusilla* var. *villosa* auct. non. A. Terracc.: Miscz., 1912, Fl. Cauc. Crit. 2, 4 : 153. — *G. pusilla* var. *obliqua* auct. non Kerner in Irmisch: Miscz., 1912, l. c. : 154. — *G. pusilla* f. *luxuriense* auct non. A. Terracc.: Miscz., 1912, l. c. : 154, p. p.

Описан из Грузии. Лектотип (Левичев hoc loco): «Transcaucasia, Tiflis, in fruticetis, 12 III 1923, A. Grossheim» (LE! iso. plur.).

7a. *G. chanae* Grossh. var. *chanae*.

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; **ВП**: В. Ставр.; **ЗК**: Уруп.-Теб.; **ЦК**: В. Кум., В. Тер.; **ВК**: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; **ЦЗ**: Карт-Ю. Ос.; **ВЗ**: Ширв., Мург.-Муровд.; **ЮЗ**: Севан., Нах., Занг.

Эндемик? (возможно нахождение в сев. Иране).

Примечание. Уточнено и дополнено первоначальное описание: bulbillus vegetativus solitarius, subglobosus, minute verruculosus, afro-ferruginosus; folium radicale in parte superiore ad 1.5—3 mm dilatatum, anguste lanceto-lineare; вегетативная луковичка одиночная, округлая, мелко-бородавчатая, темно-ржавого цвета; прикорневой лист в верхней части расширен до 1.5—3 мм, узколанцетно-линейный.

Типовые образцы принятого названия многочисленны и изданы в качестве exs. № 55 (Grossheim, Schischkin, 1924). В качестве лектотипа на гербарном листе обозначено правое нижнее растение (помечено L). Высота надземного участка побега и степень сизоватого налета изменчивы. Большинство представителей типовой секции сложны для индентификации, поскольку в пределах родственных групп (serierum) обладают чрезвычайно сходным габитусом, большой амплитудой возрастной и экологической изменчивости, а при отсутствии (утери) органов вегетативного размножения очень трудно различимы. Представителей *G. germainae*, *G. chanae*, *G. helenae* и *G. charadzeae* долгое время отличать было нечем. Первые 3 вида очень кратко и без специфических признаков описаны из окрестностей Тбилиси. Даже вегетативные луковички оказались у них одинаковыми, а на многих гербарных листах присутствует по 3—5 взаимоисключающих детерминанта (включая и определения в разные годы самого автора названий). Указанный для *G. chanae* признак — сизость — в гербарии не сохраняется, в пределах популяций очень изменчив, полностью исчезает к концу цветения, а более или менее выраженная сизость в начале годичного цикла постоянно проявляется у всех представителей секции. Многолетние поиски таксономических отличий на живом материале позволили установить, что в этой родственной группе присутствует 2 типа вегетативного размножения (см. Примечание к *G. helenae*) и 2 типа формы прикорневой пластинки, что позволило отнести эти виды в 3 разных ряда. Типовые образцы *G. chanae* и многочисленные ее топотипы показывают расширение прикорневого листа в верхней трети с постепенным сужением кверху и книзу. Расширение это (всего на 0.5—2 мм) обычно плохо заметно в гербарии. При очень длинных листьях или у очень коротких (как у var. *oppressa*) ланцетовидность в гербарии трудно опознается, но ясна на живых растениях. Сочетание слабой ланцетовидности прикорневого листа, преимущественной низкорослости (4—10 см выс.), малоцветкового (1—4) соцветия, коротких цветоножек (0.5—2 ом) и коротких листочков околоцветника (8—13 мм дл.) определяет облик этого вида, который следует, однако, отличать от молодых и слабо развитых экземпляров *G. germainae*, *G. helenae*, *G. bezengiensis*, *G. cuneata* и *G. daghestanica*. 2n = 48.

7б. *G. chanae* Grossh. var. *oppressa* Levichev, 2005, Бот. журн. 90, 10 : 1591, рис. 1, 5. — *G. pusilla* auct. non (F. W. Schmidt) Sweet: auctores fl. Cauc.

Описан из Предкавказья. Голотип: [Ставропольский край] «Шпаковский р-н, с. Татарка, сер. апреля 1997, Васильженко» (LE!).

ЗП: З. Ставр.; **ВП**: В. Ставр., Тер.-Кум.; **ЗК**: Уруп-Теб.; **ЦК**: В. Кум.; **ВК**: Ман.-Самур.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

Примечанис. Данная миниатюрная, 1—3-цветковая разновидность обладает короткой продолжительностью жизни и, вероятно, является экоморфой и индикатором сильно нарушенных местообитаний равнин Предкавказья. Ничем не отличающиеся экземпляры известны также из окрестностей Тбилиси, что можно интерпретировать и как результат агрохозяйственного заноса, и как экологический показатель. Расширение верхней трети листа у особей var. *oppressa* почти незаметно, что и следует ожидать в антропогенных условиях обитания у сильно неотенизированного и короткоживущего таксона. Многие образцы *G. chanae* и его разновидности, хранящиеся в гербарных коллекциях, ошибочно отождествлялись с *G. pusilla* (F. W. Schmidt) Sweet. Последний вид обладает очень светлыми оболочками и светлыми вегетативными луковичками, распространен по степным равнинам вдоль Дуная, Днепра и Дона и не достигает Предкавказья. Другой ближайший родственник *G. pusilla* — *G. podolica* с темноокрашенными оболочками и луковичками наиболее габитуально сходен с var. *oppressa*, а их ареалы соприкасаются. Фактически основной ареал var. *oppressa* отделяет распространенную к северо-западу от Кума-Манычского орографического прогиба *G. podolica* Schult. et Schult. f. из ser. *Pusillae* (A. Terracc.) Davlianidze от кавказского эндемика *G. chanae*. Присутствие var. *oppressa* в ряде районов Закавказья не позволяет безоговорочно считать этот таксон результатом прямой гибридизации *G. chanae* и *G. podolica*. Однако возможность его гибридогенного происхождения от этих родителей и последующий занос в Закавказье не исключается. Форма прикорневой пластинки var. *oppressa* свидетельствует о сильной неотенизации, а экологически однородный ареал — о самостоятельности более высокого ранга. Интересные особенности были установлены в культуре (Санкт-Петербург). Миниатюрные, 3—4.5 см выс. исходные экземпляры с цветоножками 10—12 мм и листочками околоцветника 8—12 мм («Кабардино-Балкария, г. Прохладный, 20 IV 1997, С. Туркова и В. Даниилевич» — LE) были высажены в контейнер и выращены в полной изоляции от опылителей. Вероятно, по этой причине растения очень длительное время не закрывали свои цветки, что (предположительно) способствовало развитию значительно более крупных органов: цветоножки удлинились до 35—50 мм, листочки околоцветника — до 17 мм, нижний подсоцветный лист — до 6 см, общая высота — до 8 и 10 см («Г-229, 1998, И. Левичев» — LE). На следующий год растения (как и другие образцы в открытом грунте) не возобновили вегетации. Желательны дополнительные наблюдения за онтогенезом и опылением этого таксона в природе. 2n = ?

Ser. 3. *HELENAEANAE* Davlianidze, 1972, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 29 : 72, «*Helenae*»; id., 1976, Кавк. предст. рода *Gagea* : 114, emend. Levichev, 2005. Бот. журн. Т. 90. 10 : 1590. — *Gagea* cyclus *Sylvaticae* (A. Terracc.) Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 78, «*Silvaticae*», p. min. p., excl. typo. — *G.* ser. *Erubescentes* Levichev, 1997, Бот. журн. 82, 6 : 75, nom. nud.

Тип: *G. helenae* Grossh.

8. *G. helenae* Grossh., 1924, Sched. Herb. Orient. Exsicc. 1—8 : 21, **emend.** Levichev hoc loco.

Описан из Грузии. Лектотип (Левичев hoc loco): «Transcaucasia, Tiflis, in m-te Udzo, 4000′, in fruticetis, 10 IV 1922, A. Grossheim» (LE! iso. plur.).

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; **ВП**: Тер.-Сулак.; **ЦК**: В. Кум., Малк., В. Тер.; **ВК**: В. Сулак., Ман.-Самур.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Мург.-Муровд.; **ЮЗ**: Ерев., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Эндемик? (возможно нахождение в сев. Иране).

Примечание. Уточнено и дополнено первоначальное описание: bulbilli vegetativi in statu juvenili gregarii, subglobosi, minute verruculosi, atro-ferruginosi; folium radicale angustum, lineare, sensim basi apiceque attenuatum, subtus unicostatum, sectione plano-canaliculatum (nec «planum», nec «ecarinatum»); вегетативные луковички в ювенильной стадии, округлые, мелко-бородавчатые, темно-ржавого цвета, в виде группы; прикорневой лист узкий, линейный, постепенно сужающийся к основанию и к верхушке, снизу с одним ребром, в сечении плоско-желобчатый (не «плоский», не «бескилеватый»).

Типовые образцы этого названия многочисленны и изданы в виде exs № 78 (Grossheim, Schischkin, 1924). В качестве лектотипа на гербарном листе избрано правое растение (помечено L). М. Т. Давлианидзе (1972) впервые указала для *G. charadzeae*, а затем и для *G. helenae* (Давлианидзе, 1976) наличие группы вегетативных луковичек. Следует признать это очень удачным дополнением, которое позволяет внести объективные критерии для разграничения ряда кавказских видов (см. Примечание к

G. chanae). Однако при этом ошибочно была указана желтая окраска луковичек. Все представители этого и близких ему рядов секции (и в других секциях) обладают одним типом изменчивости окраски в морфогенезе луковичек. Начинающие формирование луковички (в начале фазы цветения) — молочно-белые и гладкие. Позже они изменяют окраску, от белой, через желтые, бурые, красные, коричневые оттенки, оставаясь практически гладкими, но с приближением к цвету сухих оболочек материнской луковицы проявляется фактура поверхности. Окончательные цвет и фактура поверхности формируются в период летнего покоя. Окраска луковичек обычно темнее оболочек, а характер фактуры поверхности строго видоспецифический признак (гладкая, бородавчатая, пемзовидная, ячеистая, морщинистая, бугристая). В этой связи указания на присутствие «желтых», «ярко-желтых», «желтовато-оранжевых» (Давлианидзе, 1976; Таманян, 2001) луковичек без уточнения сроков формирования, фактуры поверхности и их количества для *G. germainae*, *G. chanae*, *G. helenae*, *G. charadzeae* не имеют таксономической значимости. Воспользоваться информацией об этой эфемерной окраске при идентификации в гербарии невозможно. Даже собранные в стадии такой окраски и дозревшие при сушке луковички у этой группы родства напоминают «железистые конкреции» — округлые, мелко бородавчатые, цвета ржавчины образования. Прикорневой лист в описании *G. helenae* охарактеризован как «ecarinatum», что продублировано во всех последующих флористических обработках: «прикорневой лист по спинке округлый, без киля» (Гроссгейм, 1935 : 80 и др.). Это явное заблуждение. В типовой секции не может присутствовать лист иного (например, округлого) типа. Именно специфическая угловатость листьев, особенно второго, срастающегося у всех представителей секции с цветоносом, и формирует уникальный для рода секционный признак: 4—5-гранный в сечении цветонос. Указанный лектотип и многочисленные изотипы exs № 78, как и другие подписанные А. А. Гроссгеймом образцы *G. helenae*, подтверждают прижизненное присутствие киля на дорсальной стороне прикорневого листа и четырехгранность цветоноса — спрессованные растения все же сохраняют детали прижизненной организации. Неточность характеристик приводит к абсурду. Например, прикорневой лист в цикле *Sylvaticae* обозначен как «плоский... без киля по спинке» и так же охарактеризованы составляющие этот цикл виды: *G. lutea*, *G. longiscapa*, Grossh., *G. erubescens* (Besser) Besser, *G. helenae* (Гроссгейм, 1935 : 78—80), хотя в действительности (и это общеизвестно) у *G. lutea* лист трехкилеватый, у остальных — однокилеватый. Далее, в противоречие с текстом, для двух последних видов (и совершенно безосновательно для *G. pseudoerubescens* Pascher) на табл. VI, фиг. 11b, 12a, 13a (Гроссгейм, 1935) изображены сечения листьев типично угловатой формы, килеватые, абсолютно идентичные между собой и тем лишенные объективной информативности. Более того, эти изображения имеют несоответствующие действительности скругления дорсальных и латеральных ребер. У представителей этой (и ряда других) секций вдоль всех продольных перегибов листовой пластинки расположены жгуты колленхимы, образующие поверхностные, выступающие и в живом и в сухом состоянии, миниатюрные ребра жесткости, усиливающие механическую прочность листа. В секциях с округлым типом листа (например, в sect. *Stipitatae*) поверхностные ребра жесткости всегда отсутствуют. Упомянутая в первоописании длина листочков околоцветника также не может служить объективным признаком, поскольку у всех представителей рода листочки околоцветника от начала до конца цветения увеличиваются до двух и более раз (достаточно сравнить цветки одного соцветия), а размеры, указанные в описании, не вполне соответствуют даже типовым образцам. Опушение по краям листьев в соцветии и на цветоножках также варьирует: от редковатого до обильного (но всегда присутствует в отличие от совершенно голых крымских видов *G. aipetriensis* Levichev и *G. jailicola* Levichev). 2n = 48.

9. *G. charadzeae* Davlianidze, 1972, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 29 : 73.

Описан из Азербайджана. Голотип: «Азерб. ССР. Верхняя граница леса, окрестности оз. Гек-Гель, 15 IV 1966, № 37—12, Давлианидзе» (TBI, photo!).

ВЗ: Мург.-Муровд.; **ЮЗ**: Ерев.

Эндемик? (возможно нахождение в сев. Иране).

2n = 48.

Ser. 4. *Pusillae* (A. Terrасс.) Davlianidze, 1973, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 30 : 62. — *Gagea* ++ *Pusillae* A. Terrасс., 1905, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 5 : 1075, p. min. p. — *G.* sect. *Holobolbos* (K. Koch) Boiss., 1907, in Pascher, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19 : 363, p. min. p., excl. typo. — *G.* cyclus *Pusillae* (A. Terrасс.) Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 80, p. p.

Тип: *G. pusilla* (F. W. Schmidt) Schult. et Schult. f.

10. *G. germainae* Grossh., 1924, Sched. Herb. Pl. Or. Exsicc. 1—8 : 10.

Описан из Грузии. Лектотип (Левичев hoc loco): «Transcaucasia, Tiflis, inter segetes. 12 III 1923, A. Grossheim» (LE! iso. plur.).

ЦК: В. Кум., Малк., Ман.-Самур.; **СЗЗ**: Анап.-Гел.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Ширв., Мург.-Муровд.; **ЮЗЗ**: Джав.-В. Ахур.; **ЮЗ**: Севан., Дар., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; **Т**.

Эндемик.

Примечаиие. Типовые образцы этого названня многочисленны н изданы в качестве exs № 30 (Grossheim, Schischkin, 1924). Лектотипом избрано правое растенне (помечено L). 2n = 48.

11. *G. cuneata* Levichev et Murtazaliev, 2005, Бот. журн. 90, 11 : 1767, рис. 1.

Описан из Дагестана. Голотип: «Окрестности г. Кизляр, на пастбище, 15 III 2002, Р. Муртазалиев» (LE!, iso. LENUD).

ЗП: З. Ставр.; **ВП**: В. Ставр., Тер.-Кум., Тер.-Сулак.; **ЗК**: Уруп-Теб.; **ЦК**: В. Кум.; **ВК**: Ман.-Самур.

Эндемик.

2n = ?

12. *G. daghestanica* Levichev et Murtazaliev, 2005, Бот. журн. 90, 11 : 1768, рис. 2.

Описан из Дагестана. Голотип: «Казбековский район, с. Гертма. На полях, 1200 м. 10 V 2004. Р. Муртазалиев» (LE, iso. LENUD).

ВК: В. Сулак.

Эндемик.

2n = ?

13. *G. podolica* Schult. et Schult. f., 1829, Syst. Veg. 7, 1 : 545.

Описан из Подолии (Украина) по материалам Бессера («*Ornithog. podolicum* Bess. in litt.»). Лектотип (Левичев hoc loco): «*Ornit. pusilli* var. ß, 1826» (KW!).

ВП: Тер.-Кум.

Вост. Европа (степные и лесостепные районы Украины и России).

Примечание. В Предкавказье единичные находки *G. podolica* образуют юго-восточную границу его ареала. Лектотнп выбран в коллекции W. Besser средн растений, хранящихся в общей обложке, подписанной его рукой: «*Gagea podolica* Schult.» и с его припиской: «Ein Gemisch von *G. pratensis*, *G. pusilla*, *G. erubescens*» («смесь *G. pratensis*, ...»). Действительно, помимо *G. podolica* в этой обложке присутствуют образцы упомянутых 4 видов 1825—1848 гг. сбора. Растения не закреплены н разложены группами на отдельных, разного размера листках бумаги, на нижнем листе — этикетка. Выше, в качестве лектотипа, процнтирована лншь первая часть автографа «*Ornit. pusilli* var. ß, 1826», выполнениая светлыми чернилами. Дата «1826» зачеркнута более темными чернилами и этими же темными черниламн дописано: «*O. podolicum* Bess. 1848», а также «nie przyznaie ni do tego czy nie *erubescens*» («не признаю, не к нему, не *erubescens* ли»). Этикетка с этнм еодержанием сгруппирована с тремя листами бумаги, на которых разложены *G. pusilla*, *G. pratensis* и *G. podolica*. «Отрицающая» ремарка и странное для 1848 г. название рода — «*O[rnithogalum]*» может относиться только к расположенным на верхнем листе 4 растениям *G. podolica* с очень темными (буро-черными, как и у *G. erubescens*) оболочками (у *G. pusilla* и *G. pratensis* — светлые оболочки). Судя по обстоятельствам, часть растений из этого сбора были отосланы W. Besser к J. A. и J. H. Schultes, которые описали *G. podolica* (Schultes, Schultes, 1829 : 545) со ссылкой «*Ornithog. podolicum* Bess. in litt.». Через миого лет W. Besser получил сборы Pereswietow из Одессой обл., содержащие *G. pusilla*, *G. pratensis*, *G. erubescens* н *G. podolica*. С этикеткой: «in Savranicis, 1848» и без пометок W. Besser эти смешанные друг с другом растения также хранятся на отдельном листе в указанной выше обложке «*Gagea podolica* Schult.». Вероятно, сравиение растений Pereswietow и объективные затруднения определения в сухом состоянии двух видов с темиыми оболочками спровоцировали цитированную выше критическую надпись W. Besser и появление прямого указания на исходный материал, из которого были отосланы J. A. и J. H. Schultes образцы *G. podolica*. Второй вид, который Бессер отсылал J. A. н J. H. Schultes и был ими опубликован как *G. erubescens* (Besser) Besser с пометкой «*Ornithog. erubescens* Bess. in litt.», также присутствует иа разных листах в этой обложке «*Gagea podolica* Schult.» и, в частности, присутствовал среди *G. pratensis* «E Podol. Austr. B[esser] [18]27». Именно из этого сбора два растения *G. erubescens* с характерно изогнутыми для вида цветоножками (вместе с крупным прикорневым листом *G. pratensis*) после 1967 г. были изъяты из пачкн № 461 гербария W. Besser и хранятся в коллекцни М. В. Клокова (KW) в обложке *G. erubescens* с его пометкой «Typus, E Pod. austr.». 2n = ?

14. *G. artemczukii* Krasnova, 1972, Укр. Бот. журн. 29, 2 : 204. — *G. pusilla* var. *hortensis* Alechin, 1910, Act. Hort. Bot. Jurjev. 11 : 217, fig. 12.

Описан из северо-западного Приазовья. Голотип: «Запорізька обл., степові ділянки вздовж дороги Токмак—Мелітополь (окол. с. Долинівки), 25 IV 1969, А. Краснова» (KW!).

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.

Вост. Европа (Крымская, Херсонская, Запорожская, Донецкая области Украины, Ростовская обл. России).

Примечание. Судя по типовым образцам *G. artemczukii* и сборам вокруг Азовского моря, молодые (2—3-цветковые, с узким, 1—1.5 мм, прикорневым листом) растения в начале цветения имеют короткие (10—15 мм) цветоножки. Старые, многоцветковые растения этого вида имеют более широкий прикорневой лист в 2—3 мм и цветоножки 30—40 мм дл. Наблюдения за живыми растениями из этой группы родства неоднократно констатировали удлинение цветоножек при холодной, препятствующей опылению, погоде. Задержка в опылении, вероятно, сопряжена также с изменением приостренности листочков околоцветника. Листочки раскрывшегося бутона длинно заостренные, у сомкнувшихся над завязью после опыления — колпачковидные, что ассоциируется их притупленностью. Собранные в начале цветения молодые образцы, имея короткие цветоножки и приостренные листочки (равно, как и быстро опылившиеся особи), определяются (несмотря на иной цвет оболочек) как *G. maeotica*. Собранные в конце вегетации растения старшего возраста, с длинными, канделябровидно раскинутыми цветоножками и выраженным колпачком на листочках — как *G. artemczukii*. Желательны дополнительные наблюдения за динамикой цветения этого вида, которые, возможно, позволят определить: наследственный характер или экологические предпосылки имеет описанная выше изменчивость. Бурая окраска оболочек *G. artemczukii* намного темнее, чем у *G. pusilla* и *G. maeotica*, но светлее, чем коричневые оболочки *G. scythica*, и намного светлее, чем коричнево-черные оболочки у *G. podolica* и кавказских видов *G. germainae*, *G. chanae* и др. Видовую самостоятельность этого вида в настоящее время определяет сочетание следующих особенностей: вегетативная луковичка намного темнее буроокрашенных оболочек материнского растения, в конце онтогенеза развивается многоцветковое соцветие на длинных, обычно канделябровидно изогнутых, цветоножках. Растения с этими признаками компактно распространены к северо-востоку от Азовского моря. 2n = ?

15. *G. scythica* Artemczuk, 1940, Журн. інст. бот. АН УРСР, 23(31) : 62.

Описан из Северного Приазовья. Голотип: «Дніпропетровська обл., Бердянський р-н, Далекі Макорти, серед кущів, 22 IV 1938, Березівська» (LW!, iso. LW!, LE!).

ВП: В. Ставр.

Вост. Европа (лесостепная зона между Днепром и Волгой).

2n = ?

16. *G. maeotica* Artemczuk, 1940, Журн. інст. бот. АН УРСР, 23(31) : 61.

Описан из Северного Приазовья. Лектотип (Крицкая и др., 2002 : 125): [Украина] «Дніпропетровська обл., окол. м. Бердянська. Далекі Макорти. Глинясті схили до господарства РВК, 8 V 1938, Артемчук» (KW!, iso. LE!).

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; **ЦК**: В. Кум.

Вост. Европа (Запорожская, Донецкая, Луганская области Украины, Ростовская обл. России).

Примечание. Тип, часть паратипов и указанный Красновой (1972 : 203) лектотип не обнаружены. Новый лектотип выбран из числа паратипов. Помимо изолектотипа, в LE хранились еще 3 других паратипа. В латинской части первоописания листочки околоцветника указаны как «acuta», что пропущено в украинском описании (Артемчук, 1940 : 61). Цвет оболочек охарактеризован малоинформативно — «сероватые». Сохранившиеся автентичные экземпляры позволяют уточнить эту характеристику: оболочки светло-буроватые с сероватым оттенком — цвет ржаной соломы. Излишне дано повторное описание *G. maeotica* (Краснова, 1972 : 203). В этом «описании» присутствует характеристика плоских семян, которые не имеют отношения к этому таксону и типовым образцам. Причины данного заблуждения базируются на 3 обстоятельствах: 1) в первоописании неточно охарактеризовано сечение прикорневого листа: «pentagonum... пятигранный» (Артемчук, 1940 : 61), на самом деле. типичный лист sect. *Gagea* — угловатый, имеющий 6 граней; 2) листочки околоцветника *G. maeotica* действительно заострены; 3) по ошибке (?) к нескольким образцам (в KW и LE) присоединены семена других видов. К хранящемуся в LE экземпляру одного из паратипов от 08 V 1938 (вероятно, месяц май указан ошибочно) прикреплены пакетики с семенами, собранными позже и в других местах: вальковатые семена — «21 V 1938, Харьков», плоские — «08 V 1940, Купянск». «Пятигранный» в сечении лист, «плоские» семена и острые листочки — специфические признаки sect. *Platysper-*

tum. На основании такой формальной оценки сочетания ошибочных и действительного признаков, *G. maeotica* совершенно напрасно помещена в sect. *Platyspermum* (Бордзiловский, 1950 : 203). В публикации Красновой (l. c .) это систематическое положение вида также оспаривается и одновременно высказывается предположение о возможности выделения *G. maeotica* в особую секцию. Ни в секцию, ни даже в особый ряд этот таксон выделять нет оснований. Выше, в Примечании к *G. artemczukii*, уже обозначена проблематика разграничения этих двух видов. Самостоятельность *G. maeotica* на текущий момент определяет сочетание следующих признаков и распространения: светлые оболочки, темная вегетативная луковичка типа «железнстая конкрецня», превышающий соцветие подсоцветный лист, очень острые, оттянутые листочки околоцветника, короткие цветоножки (прнблизительно равные длине листочков) и ареал в пределах северного н восточного Приазовья. 2n = ?

Sect. 4. ***GRAMINIFOLIAE*** Levichev,

1990, Бот. журн. 75, 2 : 231. — *Gagea* sect. *Platyspermum* Boiss., 1904, in Pascher, Lotos, 52, 24 : 115, p. p., excl. typo, quoad *G. hissarica* Lipsky. — *G.* sect. *Verticillatae* A. Terracc., 1905, Mem. Soc. Bot. Fr., 1, 2 Mem. : 21, p. p., excl. typo. quoad *G. fibrosa* (Desf.) Schult. et Schult. f. (lectotypus (Levichev, 1990 : 231): *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f.).

Тип: *G. graminifolia* Vved.

Ser. 1. SARMENTOSAE Levichev ser. nov. — Bulbus tunicis fibrillosis in collum longum productis tectus. Folium radicale primum sectione canaliculato-angulosum, marginibus acutis, cavum.

Typus: *G. sarmentosa* K. Koch.

Луковица покрыта волокнистыми оболочками, продолженными в длинную шейку. Первый прикорневой лист в сечении желобчато-угловатый с острыми краями, полый.

Тип: *G. sarmentosa* K. Koch.

17. *G. sarmentosa* K. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 230, **emend.** Levichev hoc loco. — *G. triphylla* K. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 229 (lectotypus (Levichev, Tison, 2004a : 121): «5285. *Gagea*. Helenendorf. 26/5.44. [K. Koch]» — G!, photo LE!).

Описан из окрестностей Тбилиси. Лектотип: (Levichev, Tison, 2004a : 122): «2155. *Gagea reticulata* [K. Koch]» (G, photo LE!).

ЗП: З. Ставр.; **ВП**: В. Ставр., Тер.-Кум., Тер.-Сулак.; **ЦК**: Малк., В. Тер.; **ВК**: Ман.-Самур., Кубин.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур.; **ЮЗЗ**: Джав.-В. Ахур.; **ЮЗ**: Ю. Караб.

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

Примечание. На основанни материалов протолога и длительных исследований живых растений этой группы родства уточнено и дополнено первоначальное описание: pedunculus brevis, sectione rotundatus; folia radicalia duo in statu generativo ineunte, folium radicale solitarium in statu generativo exeunte, folium radicale primum sectione canaliculato-angulosum, marginibus acutis, cavum; pedicelli post anthesin elongati; bulbus stolonibus 2—5 cm longus, discendentibus, bulbillis solitariis praeditis donatus, radicibus sclerificatis propriis laxe perplexi; цветонос короткий, в сеченни округлый; в начале генеративной стадни два прикорневых листа, в конце генеративной стадии прикорневой лнст один, первый прикорневой лист в сечении желобчато-угловатый с острыми краями, полый; цветоножки после цветения удлиненные; луковица с расходящимися в разные стороны столонами 2—5 см дл. с одиночными луковичками, рыхло оплетенными собственнымн склерифицированными корнями.

Хороший рисунок этого вида под названием *G. commutata* помещен в 6-м томе «Жизни растений» (Мордак, 1982 : 81). Последний вид принадлежит к секции *Platyspermum*, имеющей общее родство с секцней *Graminifoliae*. Представители этих секций сохранили много сходных черт строения и габитуально однотипны. Следует подчеркнуть, что помимо традиционно неверной трактовки *G. sarmentosa* и *G. commutata* достаточно обширная группа других габитуально сходных (но с разнообразными морфолого-биологическими особенностямн) вндов очень часто идентифицируется с одним из этих двух названий (о чем свидетельствуют многочисленные взаимоисключающие определения в гербарных коллекциях). В эту группу, помимо образующих столоны размноження *G. sarmentosa, G. eleonorae* и *G. anonyma*, входят также *G. commutata*, *G. taurica*, *G. reticular* var. *pascualis* и var. *tenuifolia*, *G. caroli-kochii* и *G. alexeenkoana*. Искажения трактовки *G. sarmentosa* и *G. commutata* начаты

во «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1928 : 195), где указаио: при наличии столонов — «стебель высокий, до 20 см» у *G. sarmentosa*, а при отсутствии столонов — «стебель почти не развит, все лнстья... кажутся прикорневыми... 3—4 мм шир. ...сложенные вдоль» для *G. commutata*. Во «Флоре СССР» (Гроссгейм, 1935 : 100) столоны приписаны уже *G. commutata*, а *G. sarmentosa* ннзведен к нему в синонимы. Сейчас невозможно найти объяснения столь парадоксальному противоречню материалам протологов этих названий (Левнчев, 2003а, 2005б; Levichev, Tison, 2004a). Определенные затруднения в трактовку этой группы видов вносила также недостаточность исходной информацнн о *G. triphylla*. В большинстве обработок рода это приоритетное для региона название не упоминалось даже в синонимах (Гроссгейм, 1928; Давлианндзе, 1976 и др.). Описание и единственный сохранившийся на настоящее время автентик *G. triphylla* отождествлен с *G. sarmentosa* (Levichev, Tison, 2004a). 2n = ?

Sect. 5. *PLATYSPERMUM* Boiss.,

1884, Fl. Or. 5 : 204, p. p. — *Gagea* subgen, *Gageastrum* A. Terracc., 1905, Mem. Soc. Bot. Fr., 1, 2 : Mem. : 21 (lectotypus Левичев hoc loco: *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f.). — *G.* sect. *Verticillatae* A. Terracc., l. c. (lectotypus (Levichev, 1990 : 231): *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f.). — *G.* sect. *Nudiscaposae* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 5 : 1062, p. p., excl. typo, quoad *G. divaricata* Regel. — *G.* subgen. *Hornungia* (Bernh.) Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 110, p. p. (lectotypus (Davlianidze, 1972 : 71): *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f.). — *G.* subsect. *Reticulatae* Pascher, l. c. : 115, p. min. p. — *G.* subgen. *Platyspermum* (Boiss.) Miscz., 1912, Fl. Cauc. Crit. 2 : 169, p. p. (lectotypus (Davlianidze, 1976 : 86): *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f.). — *G.* sect. *Euplatyspermum* Miscz., l. c. p. p.; Гроссгейм, 1935, во Фл. СССР, 4 : 94, p. p., quoad cyclus *Tenuifoliae* Grossh. — *G.* sect. *Hornungia* (Bernh.) Davlianidze, 1972, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) : 29 : 73, p. p., quoad subsect. *Reticulatae* (Pascher) Pascher.

Лектотип (Greuter, 1970 : 158): *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f.

Ser. 1. TAURICAE Levichev ser. nov. — Folium radicale sectione late canaliculatum (latitudo, quam altitudo), interdum cavum, bulbus tunicis in collum breve (0.3—1 cm) productis.

Typus: *G. taurica* Steven.

Прикорневой лист в сечении широко желобчато пятигранный (ширина превышает высоту), иногда полый, оболочки луковицы продолжены в очень короткую (0.3—1 см) шейку.

Тип: *G. taurica* Steven.

18. *G. taurica* Steven, 1857, Bull. Soc. Nat. Moscou, 30, 3 : 83, **emend.** Levichev hoc loco.

Описан из Крыма. Голотип: «Sudak, 1 May 1849, [Steven]» (H, iso. LE!).

ЗП: Аз.-Куб. **ЗК**: Бело-Лаб. (?).

Юго-Вост. Европа (юго-вост. Крым).

Примечание. Уточнено и дополнено первоначальное описание: in statu juvenili bulbus succedaneus in stolone brevi (0.5—1 cm lg.) deorsum directo formatus, reproductio vegetativa nullis, multiplicatio seminalis tantum observatur, pedunculus sectione teres tricostatus, costulis eminentibus, folium radicale sectione supra concavum, subtus tri- guinquacostatum, cavum; замещающая луковица в ювенильной стадии формируется на коротком (0.5—1 см дл.) вертикальном столоие, вегетативиое размножение отсутствует (только семенное), цветонос на срезе округлый, с 3 выступающими ребрышками, прикорневой лист на срезе сверху вогнутый, снизу с 3—5 выступающимн ребрышкамн, полый.

Присутствие голотипа в Хельсинки (H 1051999) любезно подтверждено куратором Ботанического музея университета Dr. Jaakko Nurmi. Традиционно *G. tautica* относили к крымско-кавказским эндемикам, указывали его также для Турцни (Rix, 1984 : 315). Как установлено, в Крыму этот вид обладает комплексом признаков и особенностей, которые не выражены на Кавказе и в Турции. Крымские растения отличаются низкорослостью, хорошо выраженной полостью в прикорневом листе, очень острыми, длинно оттянутыми листочками околоцветника, оплетеиной склерифицированными корнями луковицей и отсутствием вегетатнвного размножения. Как компенсация прорастанию семян у по-

верхности, в течение нескольких циклов ювенильной стадии луковица поэтапно перемещается с помощью столона углубления в более влажные почвенные горизонты. Этот узколокальный эндемик юго-восточного Крыма, вероятно, периодически заносится в Восточное Приазовье, что подтверждается единичными его находками на Таманском п-ове (образцы из Бело-Лабинского района: «Армавир, 24 IV 1890, Липский» — LE не могут быть абсолютно достоверно идентифицированы и требуют проверки). Через Керченский пролив плоские, мелкие семена вполне способны переноситься ветром и с перевозимыми грузами. Всюду далее, по равнинам и предгорьям Предкавказья и Закавказья, распространены близкие виды: более крупный *G. eleonorae* и более субтильный *G. commutata* — оба с притупленными листочками околоцветника и размножающиеся вегетативно, первый — длинным столоном, второй — сидячей луковичкой (см. также Примечание к *G. alexeenkoana*). Создается впечатление, что экспансия семенного материала из Крыма поглощается последующими скрещиваниями с этими или другими (?) аборигенными кавказскими таксонам. 2n = ?

19. *G. eleonorae* Levichev, 2005, Бот. журн. 90, 10 : 1587, рис. 2.

Описан из Закавказья. Голотип: «Выращен в Санкт-Петербурге из луковиц, собранных 13 VII 1989 Элеонорой Габриэлян: Армения, Зангезурский хр., пос. Ханзарут, 1600—1700 м над ур. м. 12 V 2002 № Г-298, И. Левичев» (LE!).

ЗП: З. Ставр.; **ВП**: В. Ставр.; **ЗК**: Уруп-Теб.; **ЦК**: В. Кум.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ЮЗ**: Нах.: **Т**.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Примечание. У этого вида типичная для секции пятигранность прикорневого листа с круговым расположением проводящих пучков выражена в ювенильном и имматурном состояниях. В старшем генеративном возрасте прикорневой лист, сохраняя 3 ребра снизу, несколько расширен и глубоко желобчат (четырехгранно-глубокожелобчатый). Его проводящие пучки в виде двух вогнутых дуг разделены щелевидной полостью. Этот вид ранее обычно отождествлялся с *G. taurica* и «*G. commutata-sarmentosa*» sensu Grossh. (см. Примечание к *G. sarmentosa*). 2n = 24.

20. *G. alexeenkoana* Miscz., 1908, Acta Horti Bot. Univ. Jurjev. 9, 2 : 76, **emend.** Levichev hoc loco. — *G. alexeenkoana* var. *minor*. Miscz., 1908, l. c.: 77.

Описан из восточной части Главного Кавказского хр. Лектотип (Левичев hoc loco): «Prov. Baku. Distr. Schemacha. Inter p. Cheiberi Tezja Zarat et Lahicz, 6000′, 10 IV 1902, Alexeenko» (LE!).

ЦК: Малк., В. Тер.; **ВК**: В. Сулак., Ман.-Самур.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Алаз-Агрич., Ширв.; **ЮЗ**: Севан., Дар., Нах., Занг., Ю. Караб.; **Т**.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев. Иран).

Примечание. Уточнено и дополнено первоначальное описание: plantae magnitudine 3—15 cm, perianthii phylla 8—18 mm lg., bulbilli vegetativi nulli; размеры органов и растения, в зависимости от возраста особи, увеличиваются (высота — 3—15 см, листочки околоцветника — 8—18 мм), вегетативное размножение отсутствует.

Среди многочисленных синтипов (Мищенко, 1908 : 77) один пункт («...supra p. Chaltan, 5800′...») приводится и для вида (№ 2465; LE), и для разновидности (№ 2467; LE). В описании вида (*G. alexeenkoana*) указаны листочки околоцветника 12—14 мм, а у его разновидности (var. *minor*) — 8—10 мм, но у № 2467 — листочки достигают 21 мм. В высокогорьях Восточного Кавказа и прилегающего Ирана действительно наблюдаются столь значительные колебания размеров околоцветника у растений этой группы родства и изредка встречаются популяции с листочками до 30 мм дл. (см. *G. menitskyi*). Таким образом, многочисленные синтипы, служившие материалом для описания вида и его разновидности, включают также относимый сегодня к *G. menitskyi* образец (№ 2467). При описании *G. alexeenkoana* и var. *minor* об их взаимоотношениях сказано: «...с одинаковым правом можно эту разновидность принимать за вид, а предыдущий вид подчинить ему как разновидность, но я иду в обратном порядке, так как var. *minor*, по моему мнению, служит переходом к *G. taurica*...» (Мищенко, 1908 : 77). Однако var. *minor* не может «служить переходом» между этими видами, поскольку является возрастным состоянием *G. alexeenkoana*. Кроме размеров, между ними отсутствуют какие-либо морфологические различия. Как установлено, *G. alexeenkoana* проявляет значительную изменчивость линейных размеров побега и органов в течение онтогенеза — с возрастом все параметры закономерно увеличиваются, особенно в оптимальных местообитаниях, а в жестких условиях продолжительность жизни (и соответственно размеры) меньше. Не исключено, что *G. alexeenkoana* и *G. taurica* имели общего предка, но очень давно морфологически, экологически и географически обособились. Как *G. taurica*, так и *G. alexeenkoana* не размножаются вегетативно, но в отличие от первого у *G. alexeenkoana* столон углубления образуется лишь один раз в онтогенезе — в имматурной стадии, что объясняет не-

глубокое положение луковицы, а образованию столона предшествует развитие агеотропных склерифицированных корней (Левичев, 2005б). В последующие годы генеративного периода утолщенные корни у *G. alexeenkoana* отсутствуют, что свидетельствует о большей гумидности высокогорных обитаний. Отсутствие полости в прикорневом листе позволяет считать *G. alexeenkoana* более неотенизированным видом относительно анцестрального *G. taurica*. По этой причине вполне объяснимм отмеченный Мищенко «переходный» облик var. *minor*. Значительно отличающиеся листочки околоцветника и достатонная совокупность других морфологических различий между *G. taurica* и *G. alexeenkoana*, их пространственная и экологическая разобщенность (равнины на уровне моря и высокогорья выше 2000 м) не оставляют никаких оснований к отождествлению или таксономическому объединению и одновременно позволяют оценить природу их самостоятельности как результат неотенической дивергеиции. По современным представлениям, *G. alexeenkoana* в своем генеративном периоде характеризуется следующими особенностями: отсутствием вегетативного размножения, отсутствием склерифицированных корней (но у молодых, обычно низкорослых и мелкоцветковых особей, могут сохраняться их остатки от ювенильного периода), отсутствием полости в прикорневом листе, расширенными и быстро приостренными (не оттянутыми) листочками околоцветника от 8 до 18 мм дл., постепенным увеличением размеров органов и растения в целом у особей более старшего возраста и распространением на высотах более 2000—3000 м над ур. м (см. также Примечание к *G. menitskyi*). 2n = 24.

21. *G. menitskyi* Levichev, 2005, Бот. журн. 90, 10 : 1588, рис. 1, 4.

Описан из Южного Закавказья. Голотип: «Армения. Кафанский р-н, подъем к горе Хуступ от Шишкерта, 2700—3000 м над ур. м. 31 V 1980, № 315, Т. Попова, Ю. Меницкий и др.» (LE!).

ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; **ВЗ**: Ширв.; **ЮЗ**: Занг.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

Примечание. Вид обладает наиболее длинными в роде листочками околоцветника (до 30—32 мм) и известен из нескольких популяций в Закавказье и северном Иране. Совокупность признаков и распространение в среднем поясе гор позволяет предполагать его гибридогенную природу. От высокогорного вида *G. alexeenkoana* унаследованы отсутствие шейки и склерифицированных корней, один прикорневой лист без полости, выраженный надземный участок цветоноса, короткие цветоножки, форма и расширенные листочки околоцветника. От распространенного в нижнем поясе и в предгорьях *G. sarmentosa* — крупный околоцветник, остро оттянутые концы листочков, образование одиночного столона с вегетативной луковичкой на конце. К индивидуальным признакам *G. menitskyi* относятся: указанные размеры околоцветника уже в первом цикле генеративной стадии, одноцветковость (очень редко проявляется второй цветок, вполовину меньший, не развивающийся полностью), образование столона размножения в имматурном приоде. 2n = ?

Ser. 2. *EURETICULATAE* (Pascher) Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 94, **emend.** Levichev hoc loco — folium radicale angustum, sectione canaliculato-guinquangulare, bulbus tunicis in collum longum productis. — *Gagea* A. *Eureticulatae* Pascher, 1907, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19 : 366, p. p.

Тип: *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f.

Примечание. Изменено и дополнено авторское описание: «прикорневой лист узкий, в сечении желобчато пятигранный, оболочки луковицы продолжены в длинную шейку». Продолженная до поверхности почвы шейка формируется из остатков прикорневых листьев, сильно расширенных на подземном отрезке у ювенильных и имматурных особей. В генеративной стадии основание листа соответствует ширине надземного участка пластинки, постепенно сужаясь к основанию.

22. *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f., 1829, Syst. Veg. 7, 1 : 542. — *Ornithogalum reticulatum* Pall., 1776, Reise Russ. Reichs, 3 : 727. — *O. circinatum* L. f., 1781, Supl. Pl. : 199. — *Gagea reticularis* Salisb., 1806, in Koenig et Sims, Ann. Bot. 2 : 557. — *G. circinata* Loud., 1830, Hort. Brit. 1 : 134.

Описан из окрестностей Астрахани. Лектотип (Levichev, Tison, 2004b : 310): «Caspi, Pallas» (LE!).

22a. *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f. var. *reticulata*.

ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; **ВК**: Ассо-Арг.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; **ВЗ**: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; **ЮЗЗ**: Месх.; **ЮЗ**: Ерев., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Вост. Европа (Калмыкия, Астраханская обл.), Юго-Зап. (сев. Иран, сев. Афганистан) и Ср. (Туркмения, зап. Казахстан, зап. Узбекистан) Азия.

Примечание. Указание, что голотип находится в LE (Гроссгейм, 1935; Rix, 1984; Wendelbo, Rechinger, 1990 и др.), не соответствует действительности (Levichev, Tison, 2004b). Анализ изменчивости *G. reticulata* и других родственных ей видов в регионе Каспийского моря установил присутствие клинальной изменчивости к признакам разных видов из секций *Platyspermum* и *Graminifoliae*. Типовая разновидность занимает равнинные территории с засоленными почвами на Прикаспийской низменности и в Каракумах. На этих пространствах отсутствуют другие представители из названных секций, что, по-видимому, и определяет высокую габитуальную стабильность типовой разновидности, представленной растениями стандартных размеров (от основания луковицы до верхушки околоцветника 9—13 см), с продолженными оболочками в виде шейки 4—10 см, узкими, 0.5—1 мм шир., листьями, к концу вегетации характерно закрученными, и со скрытым в почве, невысоко поднимающимся над ее поверхностью, цветоносом, отсутствием агеотропных, склерифицированных корней в генеративном периоде. К югу, в предгорных и особенно в горных районах, совместное обитание *G. reticulata* с десятком других родственных видов проявляется широким спектром отклонений к этим таксонам. Наблюдается, например, очень разная степень выраженности агеотропных склерифицированных корней, формы поперечного сечения, ширины и ориентации листовой пластинки, изменчивость длины шейки и характера сплетения ее волокон, значительное удлинение цветоноса, большие различия в длине и ориентации цветоножек, столоноподобное удлинение вегетативных луковичек и др. На основании этих отклонений можно выделить (описать) десятки вариаций, форм, гибридных кланов (nothoclines). Такой дробный подход не имеет практического значения и лишен таксономической необходимости пока определенный совокупный набор признаков *G. reticulata* преобладает над признаками других родственных таксонов. Этот совокупный набор составляют: ланцетные, длинно заостренные на верхушке листочки околоцветника; выраженная и продолженная до поверхности почвы сетчатая, или сетчато-волокнистая шейка; продольно-ребристый, округлый в сечении, мало возвышающийся над почвой цветонос; узкий, линейный, пятигранный в сечении (ширина почти равна высоте) прикорневой лист; мутовчатое соцветие; превосходящий соцветие, узколинейный (до 2—2.5 мм в расширенном основании) нижний подсоцветный лист; полукаплевидные, а в имматурной стадии — веретеновидные, бородавчатые снизу вегетативные луковички, в генеративной стадии отсутствующие. В южной, примыкающей к горам, части ареала *G. reticulata*, растения типовой разновидности практически не встречаются и проявляющаяся изменчивость генерализируется вокруг четырех таксонов: var. *tenuifolia*, var. *pascualis*, *G. sarmentosa* и *G. quasitenuifolia*. Далее на юг, к Гималаям и к Средиземному морю, совокупность признаков *G. reticulata* нивелируется и исчезает совсем. 2n = 24.

22б. *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f. var. *tenuifolia* Boiss., 1882, Fl. Or. 5 : 208; Miscz., 1908, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 9 : 75; id., 1912, Fl. Cauc. Crit. 2, 4 : 170. — *G. tenuifolia* (Boiss.) Fomin, 1909, в Фомин и Воронов, Опред. раст. Кавказа и Крыма : 233, p. p., quoad pl. minimorum.

Описан из Ирана. Лектотип (Levichev, Tison, 2004b : 314, fig. 4): «Circa Persepolis, Mar. [18]68, Haussknecht» (G, photo LE!).

ВК: Ман.-Самур.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Ширв., Иорск-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; **ЮЗ**: Ерев., Ю. Караб.

Юго-Зап. (Сирия, Ирак, Иран, сев. Афганистан) и Ср. (южн. Туркмения, юго-зап. Узбекистан) Азия.

Примечание. Более чем двухсотлетнее употребление эпитета *tenuifolia* сопровождалось дискуссиями относительно ранга обозначаемого им таксона и его взаимоотношений с *G. reticulata* (см.: Levichev, Tison, 2004b). Выделяя β *tenuifolia*, Буасье дважды указал на маленькие размеры цветков этой разновидности *G. reticulata* (Boissier, 1884 : 208, 209). Однако вопреки этой характеристике в ранг вида возвели крупные растения: «прикорневые листья... очень длинные, ...стебель с соцветием высоко поднимается над землей, влагалищная шейка... охватывает стебель всегда ниже середины» (Фомин, Воронов, 1909 : 233). Даже после возведения в ранг вида первоначально, в качестве эксикатов № 352 (Woronow, Schelkownikow, 1916) и № 79 (Grossheim, Schischkin, 1924), изданы миниатюрные экземпляры. Но впоследствии под этим названием понимались уже преимущественно крупные растения (Гроссгейм, 1935; Давлианидзе, 1976 и др.) и даже предложен лектотип (Давлианидзе, 1976 : 94), который в соответствии с Ст. 9.17(b) и 9А.2. (Международный..., 2001: механический выбор, разные сборы, противоречие протологу) отвергнут и предложена его замена (Levichev, Tison, 2004b). Очень крупные растения из числа отождествлявшихся обычно с *G. tenuifolia* сейчас выделены в самостоятельный вид *G. quasitenuifolia* (Левичев, 2005б). Растения с мелкими цветками (var. *tenuifolia*) на Кавказе встречаются реже по сравнению с более распространенной var. *pascualis* Levichev. 2n = 24.

22в. *G. reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f. var. *pascualis* Levichev, 2005, Бот. журн. 90, 10 : 1590, рис. 1, 1. — *G. reticulata* var. *commutata* (K. Koch) Miscz., 1908. Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 9 : 75 p. p.; id., 1912, Fl. Cauc. Crit. 2, 4 : 170, p. p.

Описан из Центрального Закавказья. Голотип: [Caucasus] «Aragwa in Curum influent, Lagovski» (LE!).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; **ЮЗ**: Ерев., Нах., Ю. Караб.

Юго-Зап. (Иран, сев. Афганистан) и Ср. (южн. Турмения) Азия.

Примечание. С приведениой разновидностью var. *pascualis* отождествляются миниатюрные (4—7 см), тонкие во всех частях, часто одноцветковые, неглубоко погруженные в почву (соответственно укорачивается и шейка) растения. Помимо этого, в разной степени могут проявляться склерифицированные корни или спрямленные листья, пятигранные в сечении, ио с иесколько расширенной и желобчатой верхней стороной пластинки. 2n = ?

23. *G. quasitenuifolia* Levichev, 2005, Бот. журн. 90, 10 : 1589. рис. 1, 3 — *G. tenuifolia* (Boiss.) Fomin, 1909, в Фомин и Воронов, Опред. раст. Кавк. и Крыма, : 233 p. p., quoad pl. maximorum; Давлианидзе, 1976, Кавк. предст. рода *Gagea*, : 93.

Описан из Туркмении. Голотип: «Выращен из луковиц, собранных в 1979 г. З. Р. Алферовой в предгорьях Копетдага близ г. Ашхабад, 6 IV 1980, Г-152, И. Левичев» (LE!).

ВП: Тер.-Сулак.; **ВЗ**: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., **ЮЗ**: Ерев., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Юго-Зап. (сев. Иран, сев. Афганистан) и Ср. (южн. Туркмения, юго-зап. Узбекистан) Азия.

Примечание. Этот вид с характерным, сильно удлиненным (до 30 см) надземным побегом и листьями до 40 см в дл. (Levichev, Tison, 2004b, fig. 3) отождествлялся с *G. tenuifolia* (Гроссгейм, 1935: Давлианидзе, 1976 и др.; см. Примечание к *G. reticulata* и его разновидностям). 2n = 24.

Ser. 3. COMMUTATAE Levichev ser. nov. — Folium radicale angustum, sectione canaliculato-guinquangulare, bulbus tunicis sine collo.

Typus: *G. commutata* K. Koch.

Прикорневой лист узкий, в сечении желобчато пятигранный, оболочки луковицы без шейки.

Тип: *G. commutata* K. Koch.

24. *G. anonyma* Rech. f., 1986, Pl. Syst. Evol. 153, 3—4 : 288.

Описан из Ирана. Голотип: «100 km S Yazd, in collibus saxosis, 25 III 1965, 68. Lamond» (E, iso. BG).

ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (Иран, Афганистан).

Примечание. К протологу *G. anonyma* принадлежит значительное количество гербарных образцов (Lamond, № 68 и syntypus: «Persia: 100 km S Yazd, versus Kerman, 25 III 1965, 27133, K. H. Rechinger» — W!, photo LE!). Учитывая сложности в распознаваиии этого и близких ему видов (Левичев. 2005б) и упомянутые при описании сомнения (Rechinger, 1986 : 288), желательно проведение изучения возрастной изменчивости структуры побега на живых образцах в locus classicus с последующим указанием эпитипа. Это позволит сравнить полученные на образцах из Армении (Мегринский р-н) данные об особо разнообразной изменчивости вегетативного размножения в онтогенезе (Левичев. 2005б), пока отождествляемые с приведенным видом. 2n = ?

25. *G. commutata* K. Koch, 1849, Linnaea, 12 : 227. — *G. reticulata* var. *commutata* (K. Koch) Miscz., 1908, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 9 : 75, p. p.; id., 1912, Fl. Cauc. Crit. 2, 4 : 171, p. p. — *G. reticulata* var. *sarmentosa* (K. Koch) Miscz., 1908, l. c. : 75; id., 1912, l. c. : 171. — *G. taurica* auct. non. Steven.: Давлианидзе, 1976, Кавк. предст. рода *Gagea*, : 99.

Описан из Закавказья. Лектотип (Levichev et Tison, 2004a : 120, fig. 1, 2): «2720. *Gagea circinnata*. Elisabethp[ol]» (G, photo LE!).

ЗП: З. Ставр.; **ЗК**: Уруп-Теб.; **ЦК**: В. Кум., В. Тер.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ЮЗЗ**: Джав.-В. Ахур.; **ЮЗ**: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зан.; **Т**.

Юго-зап. Азия (сев.-зап. Иран).

2n = 24.

26. *G. caroli-kochii* Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 736, 99, рис. 44, фиг. 4, **emend.** Levichev, hoc loco. — *G. alexeenkoana* var. *tenuis* Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 196.

Описан из Закавказья. Тип: «Prope Migry, 15 V 1934, I. Karjagin» (BAK).

ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

Примечание. Уточнено и дополнено первоначальное описание: plantae solitariae, sine reproductio vegetativa, bulbus globosus, radicibus sclerificatis multis, tenuibus densis perplexus; растения одиночные, без вегетативного размножения, луковица округлая, сильно оплетена тонкими склерифицированными корнями.

Типовой образец не обнаружен и указан согласно тексту описания. У М. Т. Давлианидзе (1976 : 101) значится: «Transcaucasia australis, distr. Migry, Nachtschevan prope Migry, 15 V 1934, J. Karjagin» (BAK). По личному сообщению Р. Муртазалиева (in litt.) и присланным им фотографиям, в BAK образца с подобной этикеткой не найдено. Среди автентиков наиболее приближен к классическому местообитанию: «Transcaucasia. Armenia, distr. Migry, inter pp. Legvas, et Lishkvas. In silvis (*Quercus iberica*), ad rupes. 1300—1500 m. 16 V 1934, I. Karjagin, det. A. Grossheim, sub *Gagea Karoli* [«*Caroli*» in BAK] *Kochii* Grossh. (cum var. *subuniflora* Grossh. lecta)» — (BAK, iso LE!). Рисунок во «Флоре СССР» выполнен, вероятно, по образцу: «Transcaucasia, Nachrespublica, in m-te Chashly-dagh prope Ordubad, in calcareis, 9 V 1933, T. Heideman et L. Prilipko, det. A. Grossh. sub *Gagea tenuis* Grossh.» — (LE!). Судя по автографам и пометкам «sp. nov.», при описании также использованы образец от 27 V 1928 и дублет 9 V 1933. При неполном цитировании типа в описании и отсутствии указанного Давлианидзе экземпляра затруднительна окончательная идентификация названия, поскольку в этом регионе присутствует также трудноразличимая группа видов (*G. alexeenkoana*, *G. anonyma*, *G. commutata*, *G. eleonorae*). С достаточной достоверностью разграничивать эти таксоны можно только анализируя особенности их вегетативного размножения. Следует отметить, что при описании *G. caroli-kochii* указан очень существенный признак «Bulbus..., fibris tenuibus dense vestitus...». Также сплетение из тонких «корневых мочек» хорошо изображено на рисунке. Однако такой тип оплетки отсутствует на многих других автентиках (особенно поздних) в LE и BAK, но вполне соответствует образцам из «Ordubad» и «inter pp. Legvas, et Lishkvas». Для первого точно установлено отсутствие вегетативного размножения в ювенильной и генеративной стадии (но не изучена имматурная стадия). Второй (как и первый) представлен сугубо одиночными растениями, а на обоих образцах (13 особей) их луковицы очень густо оплетены характерно тонкими склерифицированными корнями. Как установлено, такая оплетка состоит из агеотропных корней, развиваемых замещающей луковицей в первом цикле, но с редкой для рода особенностью: у данного вида (а также у эфемерно проявляющего такой тип корней *G. alexeenkoana*) утолщение склерифицированных корней хорошо выражено при основании. По направлению к дистальному концу корни утончаются и на поверхности оплетки присутствуют преимущественно их тонкие участки. Вышеизложенное свидетельствует, что для сохранения видовой самостоятельности *G. caroli-kochii* (до обнаружения его типа) имеются все основания. У данного таксона присутствует оригинальная совокупность следующих признаков: одиночные, не имеющие вегетативного размножения, с круглой, густо оплетенной тонкими склерифицированными корнями, луковицей, очень тонкими цветоносами и узкими, линейными, направленными вверх листьями, 1—3-цветковые растения, обитающие на сухих, с выходами известняка, склонах среднего пояса гор Юго-Восточного Закавказья. Желательно также дополнительное изучение особенностей онтогенеза этого и сопутствующих ему таксонов на Зангезурском хр. 2n = ?

Sect. 6. ***FISTULOSAE*** (Pascher) Davlianidze,

1973, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 30 : 62, p. p., excl. *G. improvisa* Grossh. et *G. spathaceae* (Hayne) Salisb. — *Gagea* Reihe *Fistulosae* Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 113, p. min. p. — *G.* sect. *II* W. D. J. Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. et Helv. : 713, p. p. excl. typo. — *G.* sect. *Nudiscaposae* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., ser. 2,

5 : 1062, p. min. p., excl. typo. — *G.* ≠ *Eufistulosae* A. Terracc., l. c.,: 1116 (typus: *G. fistulosa* (DC.) Ker Gawl., nom. superfl.). — *G.* + *Fistulosae* A. Terracc., l. c., p. p., nom. superfl.; — *G.* + *Fistulosae* A. Terracc., 1905, Bol. Soc. Arag. Ci. Nat. 4 : 223, nom. superfl. — *G.* cyclus *Eufistulosae* (A. Terracc.) Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 83, nom. superfl. — *G.* ser. *Fistulosae* (A. Terracc.) Davlianidze, 1973, l. c. : 63, nom. superfl.

Тип: *G. fistulosa* (Ramond ex DC. in Lam. et DC.) Ker Gawl., = *G. liotardii* (Sternb.) Schult. et Schult. f.

Примечание. Вегетативные луковички видов этой секции в процессе своего формирования изменяют окраску и фактуру поверхности (см. Примечание к *G. helenae* и *G. villosa*) — из гладких и белых, через промежуточные, продольно пестрые, серо-зеленые оттенки, становятся глубоко крупноячеистыми с видоспецифическими оттенками коричневых и серых окрасок, часто с полым остатком основания цветоноса.

27. *G. liotardii* (Sternb.) Schult. et Schult. f., 1829, Syst. Veg. 7, 1 : 545; iid., 1830, l. c. 7, 2 : 1704. — *Ornithogalum liotardii* Sternb., 1818, Denkschr. Konigl.-Baier. Bot. Ges. Regensburg, 2 : 56, tab. 3. — *O. fragiferum* Vill., 1787, Hist. Pl. Dauphiné, 2 : 269; Vill., 1789, op. cit. 3(2) : 1084, nom. invalid. (Международный..., 2001. Ст. 34.1a, c). — *O. fistulosum* Ramond ex DC., 1805, Lam. et DC., Fl. Fr., ed. 3, 3 : 215, nom illeg. superfl. (Международный..., 2001. Ст. 52.1). — *Gagea fistulosa* (Ramond ex DC. in Lam. et DC.) Ker Gawl., 1816, J. Sci. Arts. (London), 1 : 180, nom illeg. superfl. (Международный..., 2001. Ст. 52.1). — *G. liotardii* (Sternb.) Schult. et Schult. f. ß. [var.] *fragifera* Vill. ex Schult. et Schult. f., 1829, Syst. Veg. 7(1) : 546 (lectotypus (Tison, 2001 : 200): sub. «*Ornithogalum minimum* var. b *fragiferum*» — GRM). — *G. emarginata* Kar. et Kir., 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14, 4 : 751, «851» (lectotypus Levichev hoc loco: [Алтай], «In rupestribus montium Aktschavly ad fl. Karakol, 1840, N 464, Karelin et Kiriloff» — LE!). — *G. intermedia* Schleich. ex Reichenb., 1848, Ic. Fl. Germ. 10 : 18, tab. 476, fig. 1042. — *G. anisanthos* K. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 230 (lectotypus (Levichev, Tison, 2004a): «Auf der Höhe zwischen Samis und Achsibajuk. Nr 2, 21 VI 1837. [K. Koch]» — G, photo LE!). — *G. brentae* Evers, 1896, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 46 : 88. — *G. fistulosa* (DC.) Ker Gawl. var. *fragifera* (Vill. ex Schult. et Schult. f.) A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., 2 ser. 5 : 1118. — *G. lutea* var. *brentae* (Evers) Hegi, 1909, Ill. Fl. Mitteleur. 2 : 212. — *G. turcomanica* M. Pop. ex Vved., 1932, во Фл. Туркм. 1, 2 : 269 (lectotypus Levichev hoc loco: «Центральный Копет-Даг, окрестности метеостанции Хайрабад, 2027 м над ур. м. 3 IV 1931, № 18, 3. А. Пашинский» — LE!; syn. TAK!). — *G. samojedorum* Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 736, 84, табл. 7, рис. 7 (neotypus Levichev hoc loco: [Северный Урал], «Подножие горы Сабля, верховья реки Сыня, 20 VII 1926, № 457, Ю. Цинзерлинг» — LE!). — *G. mirabilis* Grossh., 1935, l. c. : 736, 88, табл. 7, рис. 6 (holotypus: [Казахстан], «Актюбинская губерния, Мугоджары, в 5 км к югу от Бер-Чогура, 23 V 1927, №110, Ф. Н. Русанов» — LE!). — *G. variabilis* M. Pop. ex Grossh., 1935, l. c. : 88, pro syn. *G. emarginata*, nom. nud. (исходный материал из Узбекистана: «Зеравшан, Самаркандская обл., у с. Сазаган, под пер. Урта-бель, 14 V 1925, М. Г. Попов» — LE!). — *G. lasczinskyi* Zolot., 1987, во Фл. Сиб. (*Araceae—Orchidaceae*), 4 : 52 (holotypus: «Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окр. пос. Которово, № 358a, 6 VI 1973 H. А. Ронгинская, Н. Лащинский» — LE!). — *G. fragifera* Vill. ex E. Bayer et G. López, 1989, Taxon, 38(4) : 643, nom. inval. superfl. — *G. kuprijanovii* Kireev, 1993, Вопросы бот. Нижн. Поволжья, 7 : 77, fig., nom. inval. (Международный..., 2001. Ст. 37.6) (typus: «Prov. Saratov., distr. Novoburassky, reservatum „Mochovoje boloto", 150—200 m ad occidentem a villuta separata Ivanovsky, in parte superiore pharan-

gii Krutetz, ad marginem silvae, 15 IV 1983, E. Kireev», no housing institution indicated).

Описан из Альп. Тип: «Habitat in alpibus Delphin. Taillefer (Liotard, Villars); in alpibus Salisburgensibus et Carinthiacis Pasterze, Heiligenblut (Hoppe)».

ЗК; **ЦК**: Малк., В. Тер.; **ВК**: Ассо-Арг., В. Сулак., Кубин.; **ЗЗ**: Инг.-Рион., Адж.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; **ЮЗЗ**: Джав.-В. Ахур., Араг.; **ЮЗ**: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Центр., Южн., Юго-Вост., Вост., Средиз. Европа; Юго-Зап., Ср., Центр., Южн. Азия; Сев. Африка (дизъюнктивно в высоких горах от Алжира до Гималаев и на разных высотах вдоль Урала до Воркуты).

2n = 48, 80.

28. *G. sulfurea* Miscz., 1908, Acta Hort. Bot. Univ. Jurjev. 9, 2 : 67, fig. 1.

Описан с Главного Кавказского хр. Лектотип (Левичев hoc loco): [Кавказ] «На склонах гор по ущелью р. Теберды, вблизи Клухорского перевала, 9000′, 30 V 1903, №152 [Атманских]» (LE!).

ЗК: Уруп-Теб.; **ЦК**: В. Тер.; **ЗЗ**: Абх.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Мург.-Муровд., Караб.; **ЮЗЗ**: Араг.; **ЮЗ**: Ерев., Севан., Дар., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Примечание. Возможно нахождение в северо-западном Иране. 2n = 72.

29. *G. joannis* Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 734, 70, табл. 44, фиг. 2, табл. 6, фиг. 15. — *G. glacialis* K. Koch var. *joannis* (Grossh.) Grossh., 1940, Фл. Кавк. 2 : 105.

Описан из Южного Закавказья. Тип: «In monte Tehe-donduran, VII 1931, I. Karjagin» (BAK).

ВК: Ман.-Самур.; **ЗЗ**: Рион.-Квир.; **ЮЗЗ**: Араг.; **ЮЗ**: Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Примечание. Возможно нахождение в северо-западном Иране. 2n = 24.

30. *G. glacialis* K. Koch, 1849, Linnaea, 12 : 228.

Описан из Турции (Лазистан): Лектотип (Давлианидзе, 1976 : 132, confirmatio Levichev, Tison, 2004a : 120): «Dschimilbasch. N 961, 02 VIII 1843. [K. Koch]» (G, photo LE!).

ЦК: В. Тер.; **ЗЗ**: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ЮЗЗ**: Араг.; **ЮЗ**: Ерев., Севан.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

2n = 48 (недостоверно).

Sect. 7. *DIDYMOBOLBOS* (K. Koch) Boiss.,

1884, Fl. Or. 5 : 204, («*Didymobulbos*» : 203), p. p. — *Gagea* B *Didymobulbos* K. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 229, p. min. p. — *G.* sect. *II* W. D. J. Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. et Helv. : 713, p. p. (lectotypus Levichev hoc loco: *G. arvensis* (Pers.) Dumort. = *G. villosa* (Bieb.) Sweet). — *G.* sect. *Didymobolbodae* Rouy, 1910, Fl. Fr. 12 : 384, p. max. p. (lectotypus Levichev hoc loco: *G. arvensis* (Pers.) Dumort. = *G. villosa* (Bieb.) Sweet). — *G.* Rotte *Dibolbodae* Neilr., 1846, Fl. Wien : 105, p. p. (lectotypus Levichev hoc loco: *G. arvensis* (Pers.) Dumort. = *G. villosa* (Bieb.) Sweet). — *G.* subsect. *Dispathaceae* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., Ser. 2, 5 : 1070, p. p., excl. typo. — *G.* sect. *Foliatae* A. Terracc., 1905, Mem. Soc. Bot. Fr., 1, 2 Mem. : 18 (typus: *G. foliosa* (J. Presl et C. Presl) Schult. et Schult. f.). — *G.* subsect. *Occidentales* A. Terracc., l. c. (lectotypus Левичев hoc loco: *G. foliosa* (J. Presl et C. Presl) Schult. et Schult. f.). —

G. subsect. *Arvenses* (Pascher) Pascher, 1907, Bull. Soc Nat. Moscou, 19 : 354. — *G.* sect. *Nudiscaposae* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 5 : 1062, p. min. p., excl. typo. — *G.* b *Dibulbosae* A. Terracc., 1905, Bol. Soc. Arag. Ci. Nat. 4 : 223, p. p. (lectotypus Levichev hoc loco: *G. arvensis* (Pers.) Dumort. = *G. villosa* (Bieb.) Sweet). — *G.* ser. *Dibulbosae* (A. Terracc.) Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 102, p. min. p.

Лектотип (Левичев hoc loco): *G. arvensis* (Pers.) Dumort. = *G. villosa* (Bieb.) Sweet.

Примечание. Для одного из своих подразделений рода K. Koch (1849 : 229) употребил латинизированную греко-латино-греческую конструкцию: «*Didymobulbos*», которая в соответствии с классическими нормами была заменена на *Didymobolbos* (Boissier, 1884 : 204). Лектотипом для данной секции и ser. *Arvenses* необоснованно был указан «*G. stellaris* (Moench) Salisb.» (Давлианидзе, 1973 : 63). В своей работе Salisbury (1806 : 556) не упоминает Moench и ссылается только на Dillenius (1718, 1719), который под *Stellaris arvensis* подразумевал *G. lutea* — тип рода и типовой секции. Помимо этого, выполненный анализ номенклатурной цитаты (см. выше Примечание к *G. minima*), позволяет заключить, что Salisbury под *G. stellaris* преимущественно понимал типовой таксон sect. *Minimae* — *G. minima* и в синонимах цитировал его базионим — *O. minimum*. Указанное Давлианидзе в качестве лектотипа незаконное название *G. stellaris* не может служить типом названных таксономических групп, отвергается (hoc loco) и взамен ему предлагается новое: *G. arvensis* (Pers.) Dumort. = *G. villosa* (Bieb.) Sweet.

Ser. 1. *ARVENSES* (Pascher) Davlianidze, 1973, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 30 : 63, «(Terr.) Davl.». — *Gagea* Reihe *Arvenses* Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 112 (typus: *G. arvensis* (Pers.) Dumort. = *G. villosa* (Bieb.) Sweet). — *G.* Reihe *Pygmaeae* Pascher, l. c.: 111 (typus: *G. pygmaea* (Willd.) Schult. et Schult. f. = *G. bohemica* subsp. *saxatilis* (Mert. et W. D. J. Koch) Aschers. et Graebn.). — *G.* ++ *Arvenses* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., Ser. 2, 5 : 1123 (typus *G. arvensis* (Pers.) Dumort. = *G. villosa* (Bieb.) Sweet). — *G.* subsect. *Saxatiles* A. Terracc., 1905, Mem. Soc. Bot. Fr., 1, 2 Mem.: 21 (lectotypus Levichev hoc loco: *G. pygmaea* (Willd.) Schult. et Schult. f. = *G. bohemica* subsp. *saxatilis* (Mert. et W. D. J. Koch) Aschers. et Graebn.).

Тип: *G. arvensis* (Pers.) Dumort. = *G. villosa* (Bieb.) Sweet.

Примечание. О необходимости использования правильного названия типа см. выше в Примечаниях к sect. *Didymobolbos* и *G. minima*.

31. *G. villosa* (Bieb.) Sweet, 1826, Hort. Brit. : 418. — *Ornithogalum villosum* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 274. — *O. arvense* Pers., 1794, Usteri Ann. 1 : 18, tab. I, f. 2, nom. illeg. — *Gagea arvensis* (Pers.) Dumort., 1827, Fl. Belg. : 140, nom. illeg. — *G. arvensis* var. *alboffii* Somm. et Levier, 1900, Acta Hort. Petropol. 16 : 424. — *G. boissieri* Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 121. — *G. dubia* A. Terracc. var. *prolifera* auct. non. A. Terracc.: Miscz., 1908, Acta Horti Bot. Univ. Jurjev. 9, 2 : 68. — *G. testudina* Levichev, 1998, в Земскова, Левичев, Бот. журн. 83, 9 : 138, nom. nud.

Описан из Крыма. Лектотип (Левичев hoc loco): «Com[mis] Willd[enow] sub nom. *O. minimi*, a. 1804» (LE-Herb. Bieb.!).

ЗП: З. Ставр.; **ВП**: Тер.-Сулак.; **ЗК**: Адаг.-Пшиш.; **ЦК**: В. Кум.; **ВК**: Ассо-Арг., В. Сулак.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Ширв., Мург.-Муровд.; **ЮЗ**: Ерев., Нах., Ю. Караб.

Атл., Центр., Южн. (Италия, Греция), Юго-Вост. (Болгария, Румыния, Крым), Вост. (Молдавия, Южн. Украина) Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, сев.-зап. Иран).

Примечание. Вегетативные луковички в процессе своего формирования изменяют окраску и фактуру поверхности (см. Примечание к *G. helenae*) — из белых и гладких превращаясь в ярко-коричневые с крупно ячеистой скульптурой поверхности и с инкрустацией в виде «известковой сетки». «Сетку» формирует белесый оттенок краевых участков стенок ячей. Однако ячеистость и «известковая сетка» отсутствуют у не успевших созреть луковичек. Также белесый оттенок пропадает у перезимовавших в почве луковичек. Возможности этой изменчивости следует учитывать при определении, равно как и габитуальную возрастную изменчивость надземного побега, которые всегда создавали трудности при тестировании этого полиморфного таксона и отождествлении его чаще всего с *G. du-*

bia. Последнее название фигурирует практически во всех флористических публикациях по Кавказу. Пока *G. dubia* не найдена в этом регионе. Этот переднеазиатский вид отличается от *G. villosa* широкими эллиптическими листочками околоцветника, уплощенными, узколанцетными прикорневыми листьями и характерной, крупнобугорчатой (выпуклобугорчатой) поверхностью базальной вегетативной луковички. На основании литературных данных и по сообщениям J.-M. Tison (in litt.), также следует полагать, что относимое к *G. villosa* в Западной Европе растение, вероятно, является другим, менее неотенизированным, таксоном видового ранга. 2n = 24, 48, 60, 72.

Ser. 2. CHRYSANTHAE (Pascher) Levichev comb. nov. — *Gagea* Reihe *Chrysanthae* Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 112. — *G.* ++ *Chrysanthae* A. Terracc., 1906, Bull. Herb. Boiss., Ser. 2, 6 : 117. — *G.* subsect. *Chrysanthae* (Pascher) Pascher, 1907, Bull. Soc Nat. Moscou, 19 : 354. — G. ≠ *Micranthae* A. Terracc., 1905, Bull. Herb. Boiss., Ser. 2, 5 : 1123, p. p. (lectotypus Levichev hoc loco: *G. chrysantha* (Jan) Schult. et Schult. f.).

Тип: *G. chrysantha* (Jan) Schult. et Schult. f.

32. *G. tenuissima* Miscz., 1912, Fl. Cauc. Crit. 2, 4 : 163.

Описан из Лазистана (Турция). Неотип (Левичев hoc loco): «Distr. Artvin, prope pagum Lomashen; in declivibus lapidosis 08 1 1912 W. Andronaki» (LE!, iso. plur.).

33: Адж.

Юго-Зап. Азия (Лазистан в Турции).

Примечание. Голотип не найден. В качестве неотипа выбран хранящийся в LE эксикат № 202, изданный из locus classicus (Grossheim, Schischkin, 1928). Вызревшие луковички темно-коричневые или черные с регулярно расположенными ячеями одинаковой размерности. 2n = ?

33. *G. bohemica* (Zauschn.) Schult. et Schult. f., 1829, Syst. Veg. 7, 1 : 549; iid. 1830. — *Ornithogalum bohemicum* Zauschn., 1776, Abh. Privatges. Böhmen, 2 : 120, tab. 4. — *Gagea pygmaea* Salisb., 1806, in Koenig et Sims, Ann. Bot. 2 : 557, nom. illeg. — *Anthericum villosum* Labill., 1812, Ic. Pl. Syr. 5 : 14, tab. 9, fig. 1. — *Ornithogalum zauschneri* Pohl, 1814, Tent. Fl. Bohem. 2 : 14. — *Phalangium villosum* (Labill.) Poir., 1816, Encycl. Met. Bot., Suppl. 4 : 381. — *Ornithogalum bohemicum* var. *saxatile* Mert. et W. D. J. Koch, 1826, Röhling, Deutschl. Fl. 2 : 545. — *Gagea saxatilis* (Mert. et W. D. J. Koch) Schult. et Schult. f., 1829, Syst. Veg. 7, 1 : 549; iid., 1830, ibid., 7, 2 : 1705. — *G. szovitsii* (Lang) Besser ex Schult. et Schult. f., 1829, l. c. 7, 1 : 550. — *Reggeria bohemica* (Zauschn.) Raf., 1840, Autikon Bot.: 55, «(Willd.) Rafin.» — *Gagea billardieri* (Labill.) Kunth, 1843, Enum. Pl. 4 : 242. — *Ortnithogalum nebrodense* Todaro ex Guss., 1844, Fl. Sic. Syn. 2 : 812. — *O. busambarense* Tineo ex Guss., 1844, l. c. 2 : 813. — *Gagea busambarensis* (Tineo) Parl., 1845, Fl. Palerm. 1 : 279. — *G. nebrodensis* (Todaro) Nym., 1855, Syll. Fl. Eur. : 372. — *G. andegavensis* F. W. Schultz, 1862, Flora (Regensb.) 45 : 459, nom. illeg. — *G. corsica* Jord. et Fourr., 1866, Brev. Pl. Nov. 1 : 58, nom. illeg. — *G. saxatilis* subsp. *corsica* (Jord. et Fourr.) Nyman, 1882, Consp. Fl. Eur.: 725. — *G. foliosa* subsp. *pygmaea* (Willd.) Nyman, 1882, l. c. : 726. — *G. callieri* Pascher, 1906, Feddes Repert. 2 : 166 (lectotypus Levichev hoc loco: [Tauria] «Wiesen in Karagatsch bei Sudak, 31 III 1896, n206, A. Callier» — LE!). — *G. velenovskyana* Pascher, l. c. 2 : 166. — *G. lanosa* Pascher, l. c. — *G. aleppoana* Pascher, l. c. — *G. saxatilis* subsp. *saxatilis* (Mert. et W. D. J. Koch) A. Terracc., 1906, Bull. Herb. Boiss., Ser. 2, 6 : 112. — *G. saxatilis* subsp. *saxatilis* var. *gallica* (Rouy) A. Terracc., l. c. — *G. zauschneri* (Pohl) Pascher, 1906, Engler's Bot. Jahrb. 39 : 307, in adnot. — *G. bohemica* subsp. *saxatilis* (Mert. et W. D. J. Koch) Aschers. et Graebn., 1907, Syn. Mitteleur. Fl. 3 : 79. — *G. bohemica* subsp. *eu-bohemica* Aschers. et Graebn., l. c. : 80. — *G. minaae* Lojac., 1908, Fl. Sicula, 3 : 134. — *G. szovitsii* var. *callieri* (Pascher) Miscz., 1908, Acta Horti Bot. Univ. Jurjev. 9, 2 : 73. — *G. bohemica* var. *gallica* Rouy, 1910, Fl. Fr. 12 : 388. — *G. smyrnaea* O. Schwarz, 1934, Feddes Repert. 36 : 70. — *G. bohemica* subsp. *zauschneri* (Pohl) Stroh, 1937, Beih. Bot. Centralbl.

57 : 489. — *G. bohemica* subsp. *zauschneri* var. *velenovskyana* (Pascher) Stroh, l. c. – *G. bohemica* subsp. *aleppoana* (Pascher) Stroh, l. c. — *G. bohemica* subsp. *saxatilis* var. *gallica* (Rouy) Stroh, l. c. — *G. hypanica* Sobko, 1971, Укр. бот. журн. 28, 4 : 438, tab. 1. — *G. bohemica* subsp. *nebrodensis* (Todaro ex Guss.) I. Richardson, 1978, Bot. Jour. Linn. Soc. 76, 4 : 356. — *G. bohemica* subsp. *gallica* (Rouy) I. Richardson, l. c. — *G. bohemica* subsp. *corsica* (Jord. et Fourr.) Gamisans, 1985, Cat. Pl. Vasc. Corse : 81.

Описан из Чехии («in der Scharka bei Prag»). Неотип (Stroh, 1937 : 489): «Bohemia, Schmidt 336» (B-Willd.).

ВП: Тер.-Сулак.; **ВК**: Ман.-Самур.; **ЦЗ**: Карт.-Ю. Ос.; **ВЗ**: Ширв.

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. (Молдавия, южн. Украина) Европа; Юго-Зап. Азия (Сирия, зап. и южн. Турция); С. Африка (Алжир, Марокко).

Примечание. Таксон обладает естественной габитуальной изменчивостью, которая обусловлена экологией, возрастными особенностями и ритмикой развития популяций. В пределах своего достаточно широкого, дизъюнктивного ареала, произрастая вблизи разных европейских научных центров, он многократно описывался под разными названиями. Этому способствовали небольшие размеры растения, ограниченная информативность предельно упрощенных миниатюрных органов, закономерная возрастная их изменчивость, варьирование размеров, степени опушения, формы и окраски околоцветника и т. д. Для конкретных популяций вида характерна волнообразная динамика развития, когда в пределах биотопа преобладают особи одного возраста и соответственно одного габитуса. Установить корреляцию существующей изменчивости с действительно имеющими таксономическое значение признаками пока не удалось очень широкому кругу исследователей за более чем двухвековой период. В специально посвященной *G. bohemica* s. ampl. работе (Pascher, 1907a) приведены примеры многообразия переходных форм в разных регионах обширного ареала вида, а в завершающей изучение рода публикации (Pascher, 1907b : 355) констатировано присутствие между выделявшимися из *G. bohemica* s. ampl. таксонами разного ранга «formis multis intermediis conjunctae». На текущий момент, учитывая вышеизложенное, таксон рассматривается в широком смысле.

J. Zauschner описал *G. bohemicum* по образцам из «Scharka» близ Праги. J. Pohl (1806) дал излишнее повторное описание, посетовав, что очень долго это обитающее в «Moldavae, ad Podbaba, Lieben, Troja, Kuchelbaad, Scharka, Koenigssaal, Keisermuehl etc.» растение не включено в систему признанных видов, а позже переименовал его в *O. zauschneri* (Pohl, 1814). Таким образом, типовому внутривидовому подразделению *O. bohemicum* был присвоен незаконный эпитет, использованный впоследствии в комбинациях: *G. zauschneri* (Pohl) Pascher (1907a : 307) и *G. bohemica* subsp. *zauschneri* (Pohl) Stroh (1937 : 489), при этом оба автора в синонимы к этим комбинациям поставили законный типовой подвид: *G. bohemica* subsp. *eu-bohemica* (Ascherson, Graebner, 1907).

В качестве лектотипа *G. bohemica* предложен образец «Schmidt, 336» (Heyn, Dafni, 1977). Однако этот же образец ранее уже был указан Stroh (1937 : 489) в качестве типа для *G. bohemica* subsp. *zauschneri*. Совершенно очевидно, что Stroh, вслед за Pohl (1806, 1814) и Pascher (1907a), именно subsp. *zauschneri* отождествлял с типовой разновидностью. Это позволяет интерпретировать указание Stroh как состоявшийся выбор неотипа для *G. bohemica*, несмотря на применение им категории «typus» (Международный..., Ст. 9.8). В Кавказском регионе редкие образцы этого вида идентифицировались обычно с *G. chlorantha*, так как характерная для имматурных особей *G. bohemica* головчатая группа луковичек требует целенаправленных поисков, а другие наглядные отличия от *G. chlorantha* — вальковатые семена и короткие цветоножки — проявляются позже, когда растения уже незаметны в травостое. Наличие этих признаков было перепроверено специально: «Дагестан, окр. г. Махачкалы, хр. Нарат-Тюбе, ущ. Маркова, 02 IV 2004, Р. А. Муртазалиев» — LE.

Не исключено, что, как и в других критических группах рода, возможно получение более обоснованных для систематики этого таксона данных при сравнительных исследованиях в культуре (что весьма желательно). Это чрезвычайно трудоемкий процесс как на стадии концентрации существующего в Европе и Передней Азии разнообразия таксонов этой секции в едином центре, так и в период длительного поддержания жизнеспособности культиваторов.

Для вида установлены разные числа хромосом, с чем, вероятно, связано отсутствие семян в отдельных популяциях (Pascher, 1907a). 2n = 24, 36, 60.

Sect. 8. ***STIPITATAE*** (Pascher) Davlianidze,

1972, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 29 : 71. — *Gagea* Reihe *Stipitatae* Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 115, p. p. — *G.* sect. *Platyspermum* Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 204, p. p., excl. typo, quoad *G. persica* Boiss.; Pascher, 1904, l. c., p. min. p., excl. typo; id.,

1907, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19 : 366, p. min. p., excl. typo. quoad subsect *Stipitatae* Pascher. — *G.* sect. *Nudiscaposae* A.-Terracc., 1935, в Гроссг., Фл. СССР, 4 : 69, p. p., excl. typo, quoad *G. popovii* Vved. — *G.* sect. *Euplatyspermum* Miscz., в Гроссгейм, l. c. : 94, p. p., excl. typo, quoad *G. chomutowae* (Pascher) Pascher et subsect. *Stipitatae* Pascher. — *G.* sect. *Fistulosae* (Pascher) Davlianidze, 1973, l. c. 30 : 62, p. p., excl. typo, quoad *G. improvisa* Grossh.; ead., 1976, Кавк. предст. рода *Gagea* : 124, p. p., excl. typo, quoad *G. improvisa*.

Тип: *G. stipitata* Merckl. ex Bunge.

Ser. 1. *CHOMUTOWAEFORMES* Levichev, 1990, Бот. журн. 75, 2 : 230. — *Gagea* B *Euchloranthae* Pascher, 1907, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19 : 369, p. min. p., excl. typo. — *G.* cyclus *Pseudolloydia* Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 102, sine descr. latin (lectotypus (Levichev, 1990 : 230): *G. improvisa* Grossh.). — *G.* ser. *Spathaceae* (A. Terracc.) Davlianidze, 1973, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 30 : 63, p. p., excl. typo, quoad *G. improvisa*. — *G.* ser. *Euspathaceae* (A. Terracc.) Grossh., в Давлианидзе, 1976, Кавк. предст. рода *Gagea* : 125, p. p., excl. typo, quoad *G. improvisa*.

Тип: *G. chomutowae* (Pascher) Pascher.

34. *G. chomutowae* (Pascher) Pascher, 1907, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19 : 372. — *G. olgae* var. *chomutowae* Pascher, 1905, Feddes Repert. 1 : 194; id., 1906. l. c. 2 : 68. — *G. rubroviridis* auct. non Boiss. et Kotschy: Vved., 1924, Опред. раст. окр. Ташкента : 61. — *G. improvisa* Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 737, 102, tab. 44, fig. 1.

Описан из окрестностей Ташкента. Лектотип (Введенский, 26 VI 1941, in sched., Левичев hoc loco): «Taschkent, 1889, Chomutowa» (LE!).

ЮЗ: Нах.

Юго-Зап. (Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. Азия.

Примечание. Чуждая классической латыни буква «w», присутствовавшая на этикетках 1899—1902 гг. в фамилии известного коллектора Приташкентской флоры Е. Л. Хомутовой, во Флоре СССР и Флорах союзных республик (Черепанов, 1995) традиционно заменялась на «v». От этой транскрипции было образовано название ряда (Левичев, 1990). Исправление орфографических ошибок предполагается кодексом (Международный..., Ст. 60.1, 60.4), что и выполнено здесь в отношении названий вида и ряда. В данном месте подтверждается правильность выбора неопубликованного Введенским лектотипа, несмотря на некоторое несоответствие цитированному (Pascher, 1905, 1970b) базиониму. Иных автентиков A. Pascher пока не найдено. 2n = 24(18?).

Ser. 2. *STIPITATAE* (Pascher) Levichev, 1990, Бот. журн. 75, 2 : 230. — *Gagea* Reihe *Stipitatae* Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 115, p. p., quoad typum. — *G.* subsect. *Stipitatae* (Pascher) Pascher, 1907, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19 : 373, p. p. — *G.* ser. *Eustipitatae* Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 109, p. p., sine descr. latin. (typus: *G. stipitata* Merckl.).

Тип: *G. stipitata* Merckl. ex Bunge.

35. *G. turanica* Levichev, 1990, Бот. журн. 75, 5 : 663, pro hybr. — *G. gadzhievii* Askerova, 1997, Бот. журн. 82, 11 : 84.

Описан из Узбекистана. Голотип: «Нуратинский хр., горы Актау, окр. пос. Дехт-Баланд, мелкоземистые склоны, 18 IV 1964, № 12, В. П. Бочанцев, А. Л. Тахтаджян» (LE!).

ЮЗ: Нах.

Юго-Зап. (Иран, Афганистан) и Ср. (южн. Туркмения) Азия.

Примечание. В регионе Flora Iranica и на примыкающих с севера к ней территориях распространено шесть габитуально схожих с *G. turanica* видов из трех близкородственных рядов, цветущих в разное время (с февраля по май) и с достаточно специфическим набором отличительных признаков каждый. Три из них обладают приоритетом: *G. stipitata* Merckl. ex Bunge, неотип (Левичев hoc loco): «Alexandri Lehmann. Reliquiae botanicae. *Gagea stipitata* Merckl. Al. Bunge», LE!, ***G. ebulbillosa* (Boiss.) Levichev comb. et stat. nov.** = *G. persica* var. *ebulbillosa* Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 210, лектотип (Левичев hoc loco): Iran «Persepolis, in rup., Mart 1868, C. Haussknecht», LE! и *G. ova* Stapf, sintypi pluri:

«m. Karaghan prope Schurab, substr. sals-gyps., 1800—1900 m, 11 et 12 V 1882, Polak et Pichler»; «in humidis ad Käbuterkhan, 14 V 1882, Pichler», WU, K, photo LE! Последний вид описан по материалам, хранящимся сейчас в разных гербариях, содержащих большое число образцов и включающих несколько самостоятельных таксонов. Лектотипификация этого названия из-за вполне объективных затрудиений не выполнена (Wendelbo, Rechinger, 1990), а «механический» выбор может инициировать нежелательные номенклатурные изменения в существующем традиционном status quo группы родства. В гербарии прижизненная ярко-желтая, палевая или молочно-белая окраска в этой группе видов полностью нивелируется, что ие позволяет установить по совокупности старых образцов корреляцию между окраской и формой околоцветника (линейной, ланцетной, эллиптической), двумя типами прикрепления вегетативных луковичек (точечным и линейным) и разными типами фактуры их поверхности (крупноячеистой, пемзовидной, гладкой), поскольку и луковички легко утрачиваются при гербаризации. Эту группу видов необходимо дополнительно изучить в природной обстановке, а при гербаризации обязательно фиксировать цвет околоцветника и особенности луковичек. Самым распространенным в Ирано-Туранском регионе видом является *G. turanica*, который из Юго-Западного Закавказья был описан как *G. gadzhievii*. 2n = ?

Ser. 3. *PERSICAE* Levichev, 1990, Бот. журн. 75, 2 : 230. — *Gagea* Reihe *Stipitatae* Pascher, 1904, Lotos, 52, 24 : 115, p. p., excl. typo, quoad *G. persica* Boiss. — *G.* subsect. *Stipitatae* (Pascher) Pascher, 1907, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19 : 373, p. min. p., excl. typo. — *G.* ser. *Minutiflorae* Grossh., 1935, во Фл. СССР, 4 : 110, p. p., excl. typo (typus: *G. minutiflora* Regel).

Тип: *G. persica* Boiss. = *G. gageoides* (Zucc.) Vved.

36. *G. gageoides* (Zucc.) Vved., 1932, во Фл. Туркм. 1, 2 : 261. — *Bulbillaria gageoides* Zucc., 1843, Abh. Akad. Wiss. Bayer. 3 : 229. — *Gagea persica* Boiss., 1846, Diagn. Pl. Or. Nov., Ser. 1, 7 : 108 (lectotypus Levichev hoc loco: «prope ruinas u. Persepolis, 15 Apr. 1842, 237a, sub *G. ambliopetala* var. *bulbifera*, Th. Kotschy» — LE! iso. plur.).

Описан из Ливана. Тип: «Libanon, in subalpinis umbrosis, Majus 1838, Roth et Erdl» (M).

ЮЗ: Нах.

Указан для **ЮЗ**: Ерев. (Таманян, 2001 : 106).

Юго-Зап. и Ср. Азия.

2n = 48.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Р. В. Камелину, Т. В. Егоровой, Н. Н. Цвелёву, Е. В. Мордак, А. Н. Сенникову за обсуждение сложных номенклатурных ситуаций, а также коллегам, оказавшим посильное содействие в сборе живых материалов и уточнении морфологических данных: З. Р. Алферовой, С. Банкетову, Ф. М. Воробьевой, Э. Ц. Габриэлян, М. Т. Давлианидзе, В. Г. Данилевич, Г. Л. Комахиной, А. Д. Михееву, Р. Муртазалиеву, Т. Н. Поповой, Н. Н. Портениеру, К. Г. Таманян, Г. М. Файвуш, N. Friesen, R. Fritsch, F. Ghahremani-Nejad, J. Nurmi, A. Seisums, W. Till, M. Zarrei.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантами Российского фонда фундаментальных исследований, проекты № 03-04-63169, 04-04-63069, 05-04-48023 и 05-04-48669.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемчук I. В. Про нові види *Gagea* Salisb. для УРСР // Журн. Інст. бот. АН УРСР. 1940. 23(31). С. 61—64.

Бордзіловский Є. І. Рід *Gagea* // Флора УРСР. Київ, 1950. Т. 3. С. 176—205.

Васильченко И. Т. Неотенические изменения у растений. М.; Л., 1965. 84 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1928. Т. 1. 296 с.

Гроссгейм А. А. Род *Gagea* Salisb. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 61—112, 734—738, рис. 6—9, 44.

Давлианидзе М. Т. Конспект кавказских видов рода *Gagea* Salisb. 1 // Заметки по систематике и географии растений. Тбилиси, 1972. Вып. 29. С. 69—75.

Давлианидзе М. Т. Конспект кавказских видов рода *Gagea* Salisb. 2 // Заметки по систематике и географии растений. Тбилиси, 1973. Вып. 30. С. 62—66.

Давлианидзе М. Т. Кавказские представители рода *Gagea* Salisb. Тбилиси, 1976. 169 с.

Краснова А. М. Приазовські види роду *Gagea* Salisb. // Укр. бот. журн. 1972. Т. 29. № 2. С. 200—206.

Крицкая Л. И., Федорончук Н. М., Шевера М. В. Типы видов семейства *Liliaceae* s. l. в гербарии института им. Н. Г. Холодного НАН Украины (KW) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 123—126.

Левичев И. Г. Новые виды рода *Gagea* из Средней Азии // Бот. матер. гербария ин-та ботаники АН УзССР. 1982. Вып. 20. С. 17—28.

Левичев И. Г. Конспект рода *Gagea* (*Liliaceae*) Западного Тянь-Шаня // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 225—234.

Левичев И. Г. Род *Gagea* Salisb. Западного Тянь-Шаня // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1996. 23 с.

Левичев И. Г. Дицикличность и возрастная изменчивость гомологичных листовых структур побега *Gagea* (*Liliaceae*) как показатель неотенизации // Гомология в ботанике: опыт и рефлексия. Тр. IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». СПб., 2001а. С. 280—283.

Левичев И. Г. О сходстве трансформации формы поперечного сечения листа в онтогенезе и при органогенезе у представителей рода *Gagea* (*Liliaceae*) // Гомология в ботанике: опыт и рефлексия. Тр. IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений» СПб., 2001б. С. 278—280.

Левичев И. Г. Коллекция рода гусиный лук // Растения открытого грунта Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова. Коллекции, экспозиции. «Росток». СПб., 2002. С. 228—236. (Русск. и англ.).

Левичев И. Г. О ревизии рода *Gagea* во флоре Кавказа // Ботанические исследования в Азиатской России // Матер. XI съезда Русского бот. об-ва. Т. 1. Барнаул, 2003а. С. 263—265.

Левичев И. Г. Об бифациальном и унифациальном строениях листовой пластинки // Ботанические исследования в Азиатской России. Матер. XI съезда Русского бот. об-ва. Т. 2. Барнаул, 2003б. С. 72—74.

Левичев И. Г. О критериях ревизии рода *Gagea* (*Liliaceae*) флоры Восточной Европы // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы. Тез. докл. Междунар. конф. СПб., 2005а. С. 51.

Левичев И. Г. Новые таксоны рода *Gagea* (*Liliaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн. 2005б. Т. 90. № 10. С. 1580—1592.

Левичев И. Г., Муртазалиев Р. Два новых вида *Gagea* (*Liliaceae*) из Восточного Предкавказья // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 11. С. 1765—1770.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс). Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флóры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Меницкий Ю. Л. Ботанико-географическое районирование Кавказа // Конспект флоры Кавказа. СПб., 2003. Т. 1. С. 101—119.

Мищенко П. Обзор видов рода *Gagea* флоры Кавказа и Крыма // Тр. бот. сада Юрьевского ун-та. 1908. Вып. 9. С. 57—87.

Мордак Е. В. Лилейные // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 72—91.

Таманян К. Г. Род *Gagea* // Флора Армении. Ruggell/Liechtenstein, 2001. Т. 10. С. 82—110.

Тахтаджян А. Л. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений // Науч. тр. Ереван. гос. ун-та. 1943. Т. 22. С. 71—176.

Фомин А., Воронов Ю. Определитель растений Кавказа и Крыма. Тифлис, 1909. Т. 1. 331 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Ascherson P., Graebner P. Gagea // Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. Leipzig, 1907. Bd 3. S. 74—93.

Bauhin J. Historia plantarum universalis. Ebrodunum, 1651. T. 2. 1074 p.

Boissier E. Gagea // Flora orientalis. Geneve et Basiliae, 1884.T. 5. P. 203—211.

Dalechamps J. Historia generalis plantarum. Lugduni, 1587. T. 2. 1922 p.
Dalechamps J. Historie Generale des Plantes. Lyon, 1653. T. 2. 758 p.
Dasgupta S., Deb D. B. Taxonomic revision of the genus *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*) in India and adjoining regions // J. Bombay Natur. Hist. Soc. 1986. Vol. 83. N 1. P. 78—97.
Diels L. Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin, 1906. 130 S.
Dillenius J. J. Catalogus plantarum circa Gissam sponte nascentium. Francfurt am Moenum, 1718. 256 p.
Dillenius J. J. Catalogus plantarum sponte circa Gissam nascentium, cum appendice... Francfurt am Moenum, 1719. 256 p.; Appendix ad Catalogus plantarum sponte circa Gissam nascentium. 174 p.
Fuchs L. De historia stirpium commentarii insignes. Basileae, 1542. 896 p.
Fuchs L. New Kräuterbuch. Basell, 1543. 516 p.
Fuchs L. De stirpium historia commentariorum tomi vivae imagines. Basileae, 1549. 516 p.
Fuchs L. L'histoire des plantes. Lyon, 1550. 607 p.
Grossheim A., Schischkin B. Schedae ad herbarium «Plantae orientales exsiccatae». Fasc. I—VIII. Tiflis, 1924. 52 p.
Grossheim A., Schischkin B. Schedae ad herbarium «Plantae orientales exsiccatae». Fasc. IX—XVI. Tiflis, 1928. 92 p.
Greuter W. The taxonomic position of *Lloydia graeca* (*Liliaceae*) and related species // Israel J. bot. 1970. Vol. 19. P. 155—160.
Heyn C. C., Dafni A. Studies in the genus *Gagea* (*Liliaceae*). II. The non platyspermous species from the Galilee, the Golan Heights and Mt. Hermon // Israel J. bot. 1977. Vol. 26. P. 11—22.
Henker H. Goldsterne und Stinsenpflanzen in Mecklenburg—Vorpommern // Bot. Rundbr. Mecklenburg—Vorpommern. 2005. Vol. 39. S. 3—108.
Kerguélen M. Index synonymique de la flore de France. Paris, 1993. 196 p.
Koch K. Beiträge zu einer Flora des Oriens // Linneae. 1849. Bd 22. S. 177—250.
Levichev I. G. Zur Morphologie in der Gattung *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*). I. Die unterirdischen Organe // Flora. 1999a. Vol. 194. S. 379—392.
Levichev I. G. Phytogeographical analysis of the genus *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*) // Komarovia. 1999b. Vol. 1. P. 45—57.
Levichev I. G. On the phylogenetic continuity of the telome of *Rhyniophyta* and the phytomer of monocotyledons // XVII Intern. Bot. Congr. Abstr. Vienna, 2005. P. 322.
Levichev I. G., Krasovskaya L. S. On the modes of neotenical divergence in limits of genus *Gagea* (*Liliaceae*) // XVII Intern. Bot. Congr. Abstr. Vienna, 2005. P. 340.
Levichev I. G., Tison J.-M. Typification Caucasian *Gagea* (*Liliaceae*) taxa described by Karl Koch // Candollea. 2004a. Vol. 59. P. 119—133.
Levichev I. G., Tison J.-M. Étude nomenclaturale de *Gagea reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. f. (*Liliaceae*), de ses variétés ß *tenuifolia* Boiss. et γ *fibrosa* Boiss., et de *Gagea rigida* Boiss. et Spruner // Candollea. 2004b. Vol. 59. P. 309—324.
Linnaeus C. Hortus Cliffortianus. Amstelædamum, 1737. 501 p.
Linnaeus C. Flora Suecica. Lugdunum Batavorum, 1745. 419 p.
Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. T. 1. 560 p.
Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1762. T. 1. Ed. 2. 928 p.
Lopez González G. Taxonomia y biogeografia del género *Gagea* subgénero *Gagea* // II Jornadas de taxonomía vegetal. Resúmenes de conferencias (Madrid 24—27.05.1990). 1990. P. 31—34.
Maire R. Flore de l'Afrique du Nord. Paris, 1958. Vol. 5. 307 p.
Misczenko P. *Gagea* Salisb. in Kusnetzov I., Busch E., Fomin A. Flora Caucasica critica. 1912—1913. T. 2. Fasc. 4. P. 137—176.
Pascher A. Neue Arten und Varietäten der Gattung *Gagea* // Fedd. Repert. 1905. Fasc. 1. S. 193—196.
Pascher A. *Gagea bohemica* — eine mediterrane pflanze // Bot. Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1907a. Bd 39. S. 306—317.
Pascher A. Conspectus *Gagearum* Asiae // Bul. Soc. Nat. Moscou. 1907b. T. 19. P. 353—375.
Pascher A. Über Wurzeldimorphismus (Körbchenwurzeln) bei *Gagea* // Beih. Bot. Centralbl. 1942. Bd 61, Abt. A, H. 3. S. 437—461.
Pohl J. E. Beschreibung einer seltenen bohem. Pflanze, *Ornithogalum bohemicum* Zauschneri // Bot. Z. (Regensburg). 1806. Bd 5. S. 342—347.
Pohl J. E. Tentamen florae Bohemicae. Prag, 1814. Abt. 2. 234 S.
Rechinger K. H. Six new species of *Gagea* (*Liliaceae*) from the Flora Iranica area // Plant Syst. Evol. 1986. Vol. 153. P. 287—292.
Rix E. M. *Gagea* Salisb. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 312—327.
Salisbury R. A. On the characters of a distinct genus hitherto confounded with *Ornithogalum*, and called *Gagea* // Ann. Bot. London, 1806. Vol. 2. P. 553—557.

Salisbury R. A. Genera of plants. London, 1866. 143 p.
Schultes J. A., Schultes J. H. Systema vegetabilium. Stuttgardtiae, 1829. Vol. 7. P. 1074.
Stafleu F. A., Cowan R. S. Taxonomie literature. Bohn et al., 1986. T. 6. 926 p.
Stearn W. T. The Linnaean species of *Ornithogalum*(*Liliaceae*) // Ann. Mus. Goulandris. 1983. Vol. 6. P. 139—170.
Stroh G. Die Gattung *Gagea* Salisb. // Beih. Bot. Centrlabl. 1937. Bd 57. Abt. B. S. 485—520.
Terracciano A. Perla priorita della mie *Gagearum* novarum diagnoses. Palermo, 1904. 7 p.
Tisan J.-M. Typification de *Gagea cossoniana* Pascher, de *Gagea fragifera* (Vill.) Ehr. Bayer et G. López et de *Gagea maroccana* (A. Terracc.) Sennen et Mauricio // Candollea. 2001. Vol. 56. P. 197—202.
Uphof J. C. Th. A review of the genus *Gagea* Salisb. // Herbertia. Plant Life. 1958. Vol. 14. N 1. P. 124—132.
Wendelbo P., Rechinger K. H. Gagea // Flora Iranica. *Liliaceae*. II. Graz-Austria, 1990. N 165. S. 13—57.
Woronow G., Schelkownikow A. Schedae ad herbarium florae Caucasicae. Fasc. V—VIII (N 201—400). Tiflis, 1916. P. 93.

SUMMARY

The genus *Gagea* Salisb. is represented in the Caucasus by 36 species and 3 varietes. A key for identification and a new system of the genus are submitted. 31 lectotypes and 7 neotypes are chosen, 3 new series are described, characteristics of 8 taxa are specified and corrected, 3 new combinations are made. The original interpretations of following names are restored: *G. caroli-kochii* Grossh., *G. commutata* K. Koch, *G. glacialis* K. Koch, *G. retuculata* (Pall.) Schult. et Schult. f., *G. reticulara* var. *tenuifolia* Boiss., *G. sarmentosa* K. Koch, and *G. taurica* Steven. The names are found to be priority: *G. chomutowae* (Pascher) Pascher, *G. liotardii* (Sternb.) Schult. et Schult. f., and *G. turanica* Levichev. A number of species were recorded in the Caucasus for the first time: *G. anonyma* Rech. f., *G. bohemica* (Zauschn.) Schult. et Schult. f., *G. maeotica* Artemczuk, *G. podolica* Schult. et Schult. f., and *G. scythica* Artemczuk. Newly described taxa are as follows: *G. bezengiensis* Levichev, *G. chanae* var. *oppressa* Levichev, *G. cuneata* Levichev et Murtazaliev, *G. daghestanica* Levichev et Murtazaliev, *G. eleonorae* Levichev, *G. menitskyi* Levichev, *G. quasitenuifolia* Levichev, and *G. reticulata* var. *pascualis* Levichev.

A number of taxonomically valuable biological features of the *Gagea* representatives is discussed. The basic principles of the concept of neotenical divergence with reference to the genus are formulated.

УДК 582.734 (571.63) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 6

© Л. М. Пшенникова

НОВЫЙ ВИД РОДА *DASIPHORA* (*ROSACEAE*) С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

L. M. PSHENNIKOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *DASIPHORA* (*ROSACEAE*) FROM THE RUSSIAN FAR EAST

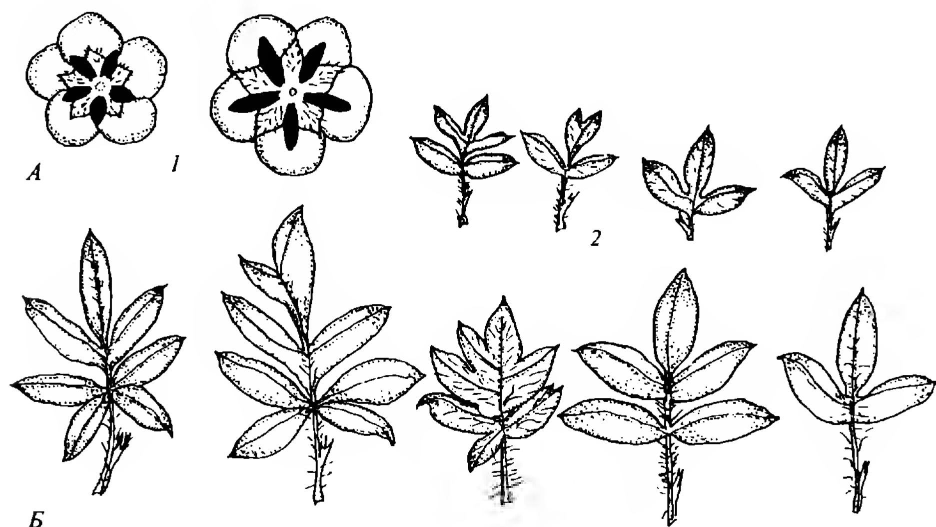
Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024 Владивосток, ул. Маковского, 142
Факс (4232)38-80-41
Поступила 21.12.2004

Описан новый вид *Dasiphora gorovoii* с юга Дальнего Востока России (Милоградовка, Ольгинский р-н, Приморский край).
Ключевые слова: *Dasiphora*, новый вид, Приморский край, Россия.

Осенью 1997 г. для пополнения коллекции местных видов из Ольгинского р-на Приморского края (скалы Милоградовских водопадов) был привезен 1 экземпляр кустарника из рода *Dasiphora* Raf. (*Pentaphylloides* Hill non. illeg.) (курильский чай). В вегетационные периоды последующих лет было выявлено, что данный экземп-

ляр не принадлежит ни к одному из известных видов Дальнего Востока (Воробьев, 1968; Якубов и др., 1996; Коропачинский, Встовская, 2002). В 2001 г. нами повторно были привезены 18 живых экземпляров этого растения и высажены на экспозиционном участке рядом (для лучшего сравнения) с видами *D. mandshurica* (Maxim.) Juz. и *D. davurica* (Nestl.) Kom. et Aliss. Дальнейшие наблюдения показали, что вновь привезенные особи имеют промежуточные морфологические признаки в основном двух видов: *D. mandshurica* и *D. davurica* (географическое место произрастания этой популяции находится между ареалами этих видов). Строение их венчика и отсутствие опушения на нижней поверхности листовой пластинки характерны для *D. davurica*, а наличие опушения на верхней поверхности листовой пластинки, ее цвет и встречающаяся розоватая окраска бутонов — для *D. mandshurica*. Собранные растения от растений обоих видов отличаются более мелкими размерами листовой пластинки (в среднем на 1 см), числом листочков у листьев — до 7. По числу листочков (до 7) растения обнаруживают сходство с *D. fruticosa* (L.) Rydb., а благодаря встречающимся мутовчато сближенным нижним двум парам листьев сближаются с видом из Алтая и Южного Забайкалья — *D. parvifolia* (Fisch. ex Lehm.) Juz. (см. рисунок). Сеянцы сохраняют особенности опушения листовой пластинки, черешков и стебля взрослого растения.

За период наблюдений в условиях культуры почти все биоморфологические характеристики рассматриваемых растений сохранились, за исключением одного: на вегетативных побегах чаще образуются листья с 7 листочками, нижние две пары которых бывают мутовчато сближены. Начало цветения проходит раньше на 10 дней, во время цветения растения более декоративны, так как количество цветков на побеге больше, чем у 2 родственных видов. Зрелые плодики образуются в августе—сентябре. Семянки 1.5—2 мм дл., 0.8—1 мм шир., яйцевидные, коричнево-бурые, покрытые тонкими волосками с заостренной, иногда слегка изогнутой верхушкой, по морфологическим признакам не отличаются от семянок других дальневосточных видов. Считаем возможным описать собранные нами образцы *Dasiphora* в качестве нового вида. Вполне вероятно, что данный таксон возник в результате гибридизации *D. mandshurica* и *D. davurica*.



Dasiphora gorovoii Pshennikova sp. nov.

А — цветки (*1*) и листья (*2*) генеративного побега; *Б* — листья вегетативного побега.

Dasiphora gorovoii Pshennikova sp. nov. — Frutex diffusus ad 60—70 cm altus. Ramuli novelli disperse pilosi, ramuli veteriores cortice fusca obteci. Folia foliolum 3—7 (sin 7 — folia basalia in verticillis quaterna), folia caulium fructiferorum parva 12—15 mm longa et 14—20 mm łata; folia innovationum 30—35 mm longa et 28—30 mm lata. Folia supra sparse pilosa, atro-viridia interdum aliquantulum glaucum, subtus pallidiora, glauco-viridia; ad nervos pilosa. Petiolus pubescens, caulium fructiferorum 4—5 mm longus, caulium vegetationum 10—14 mm longus. Stipulae cuneatae margine pilosae 5—7 mm longae. Pedicelli pubescentes 13—15 mm longi. Calyx et sepala interiora pubescentes laete virides, sepala interiora late triangulata. Episepala supra sparse pilosa, subtus secus nervos principalium pubescentia atro-viridia lanceolata et late lanceolata. Inflorescentia 1—3(6) — flora. Flores 25—32 mm in diam., albi, functionaliter masculi, foeminei et perfecti.

Typus. Rossia, «Regio Primorskij, district Olga, flumen Milogradovka, habitat in fissures rupiumbruptarum in ripa cataractae. 23.06.2001, L. Pshennikova, L. Mironova, E. Navros» (LE, iso — in Herb. Horti Bot. Vladivostok et in VLA).

Affinitas. A. *D. mandshurica* (Maxim.) Jus. foliis minutis, pubescentia foliorum et pubescentia florum differet. A *D. davurica* (Nestl.) Kom. pubescentia et colore foliorum differt.

Species in honorem investigatoris florae Orientis Extremi acad. P. G. Gorovoii nominatur.

Раскидистый кустарник 60—70 см выс. Молодые побеги рассеянно волосистые, более старые покрыты бурой отделяющейся корой. Листья с 3—7 листочками (если 7, то нижние часто мутовчато сближены), листья плодущих побегов мелкие, 12—15 мм дл. и 14—20 мм шир.; на вегетативных побегах — 30—35 мм дл. и 28—30 мм шир., сверху рассеянно волосистые, темно-зеленые, иногда с сизым оттенком, снизу более светлые, сизовато-зеленые, опушены по главной жилке. Черешок листа на генеративных побегах 4—5 мм дл., на вегетативных — 10—14 мм дл., опушенный. Прилистники клиновидные, волосистые по краю, 5—7 мм дл. Цветоножки опушенные, 13—15 мм дл. Чашечка опушенная. Чашелистики светло-зеленые, одного цвета с чашечкой, опушенные, треугольные. Наружные чашелистики темно-зеленые, ланцетные или широколанцетные, сверху с рассеянным опушением, снизу чаще голые или опушенные по жилке. Лепестки белые, 25—32 мм в диам., в числе 1—3(6) в соцветии, функционально мужские, женские и обоеполые.

Тип. Россия, «Приморский край, Ольгинский р-н, р. Милоградовка, в трещинах отвесных скал около водопадов. 23 VI 2001, Л. Пшенникова, Л. Миронова, Е. Наврось» (LE, изотипы в гербарии Ботанического сада-института ДВО РАН и VLA).

Родство. Отличается от *D. mandshurica* более мелкими листьями, опушением верхней и нижней поверхностей листовой пластинки, характером опушения цветка. От *D. davurica* — опушением и цветом верхней поверхности листовой пластинки.

Вид назван в честь исследователя флоры Дальнего Востока академика П. Г. Горового.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. 277 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Коропачинский И. Ю., Встовская Т. И. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.

Якубов В. В., Недолужко В. А., Шанцер И. А., Тихомиров В. Н., Румянцев С. Д. Rosaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 125—246.

SUMMARY

The new species *Dasiphora gorovoii* Pshennikova sp. nov. is described from the Russian Far East It differs from *D. mandshurica* and *D. davurica* and has white flowers.

УДК 582.682.6 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 6

© Г. А. Лазьков

НОВЫЙ ВИД РОДА *CORYDALIS* (*FUMARIACEAE*) ИЗ КИРГИЗИИ

G. A. LAZKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CORYDALIS* (*FUMARIACEAE*) FROM KIRGIZSTAN

Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, Лаборатория флоры (FRU)
720071 Кыргызстан, Бишкек, пр. Чуй, 265
E-mail: glazkov1963@mail.ru
Поступила 16.01.2006

Описан новый вид *Corydalis bosbutooënsis* Lazkov. Приводится морфологическое описание вида и его отличия от близкого вида *C. microphylla* Mikhailova.
Ключевые слова: *Fumariaceae*, *Corydalis*, новый вид, Кыргызстан.

Во время экспедиции 2005 г. по Западному Тянь-Шаню я посетил горы Бозбу-Тоо, являющиеся южными отрогами Чаткальского хр. Из этого местонахождения известны некоторые редкие и эндемичные растения, например *Seseli eryngioides* (Korov.) M. Pimen. et V. Tichomirov. В числе других растений было собрано несколько образцов скального вида *Corydalis* DC. из подсекции *Flabellatae* Fedde секции *Strictae* Fedde. Данная подсекция довольно богата видами, часть которых являются узкоэндемичными (Михайлова, 1982). С гор Бозбу-Тоо и вообще с Чаткальского хр. виды этой секции ранее не были известны. Поэтому неудивительно, что обнаруженные нами растения оказались новым для науки видом. Этот вид в обследованном ущелье не является редким и встречается в большом количестве, причем все его особи обладают константными признаками, отличающими данное растение от всех других ранее известных таксонов подсекции *Flabellatae*.

Corydalis bosbutooënsis Lazkov sp. nov. Planta perennis, caudice lignoso. Radix crassus, verticalis. Caudex multiceps, residuis fuscenti-griseis petiolorum et caulorum floriferorum emortuorum vestitus. Folia tenuia, glaucescenti-viridia; basalia et media bipinnatisecta, lamina ambitu oblonga, 3—5 cm lg., 1.5—2 cm lt., petiolata, petiolis 3—5 cm lg.; superiora pinnata vel ternata, lamina ambitu ovata vel triangulata, 1—3 cm lg., 1—1.5 cm lt., petiolis brevibus. Caules 30—45 cm alt., numerosi, sectione rotundati, sub folia vix angulati, a medio vel in parte superiore ramosa, ramis subhorizontaliter deflexi. Inflorescentia racemoso-paniculata. Flores ad apices caulorum ramulorumque dispositi. Bractei 2—4 mm lg., 0.7—1 mm lt., lanceolatae, herbaceae, apice paleaceae, violaceae. Pedicelli 6—20 mm lg., tenuis, subhorizontales. Sepala 1.5—2 mm lg., 1—1.5 mm lt., late ovata, paleacea, basi ciliata, violacea. Corolla flava, 14—15 mm lg., calcar deorsum directum, 3—4 mm lg. Capsula erecta, oblonga, 14—15 mm lg., 4.0— 5.0 mm lt. Stylus persistens, 4—5 mm lg. Semina irregulariter orbiculata, 1—1.3 mm lg., 1.1—1.2 mm lt., nigra, nitida, excrescentia erecta, 0.6—0.8 mm lg., caruncula minima solida instructa.

Typus: «Jugi Chatkalici brachia australis, montes Bosbu-Too, in viciniis pagi Bos-Piek, in saxosis, 1500 m. s. m., 23 VII 2005, G. A. Lazkov» (LE, isotypi: FRU, MW, UPS).

Affinitas. A *C. microphylla* Mikhailova capsulibus brevibus latioribusque, pedunculis et ramis tenuioribus subhorizontaliter deflexis, nec non sepalis basi ciliatis differt.

Растение многолетнее, с одревесневающим каудексом. Корень толстый стержневой. Каудекс многоглавый, покрыт буровато-серыми остатками листовых черешков и цветоносных стеблей. Листья тонкие, сизовато-зеленые, голые; нижние и средние дважды перисторассеченные с продолговато-яйцевидной в очертании пластинкой 3—5 см дл., 1.5—2 см дл. на черешках 3—5 см дл., верхние просто-перистые или тройчатые с яйцевидной или треугольной в очертании пластинкой 1—3 см дл., 1—1.5 см шир., на коротких черешках. Стебли 30—45 см выс., многочисленные, цилиндрические, под листьями слабо гранистые, от середины или в верхней части ветвящиеся, с почти горизонтально отогнутыми ветвями, голые. Соцветия кистевидно-метельчатые. Цветки расположены на концах стеблей и боковых веточек. Прицветники 2—4 мм дл., 0.7—1 мм шир., ланцетные, травянистые, на верхушке пленчатые, часто фиолетово окрашенные. Цветоножки 6—20 мм дл., тонкие, почти горизонтально отогнутые. Чашелистики 1.5—2 мм дл., 1—1.5 мм шир., широко-яйцевидные, пленчатые, в основании реснитчатые, фиолетово окрашенные. Венчик желтый, 14—15 мм дл., с загнутым вниз шпорцем 3—4 мм дл. Коробочка прямая, продолговатая, 14—15 мм дл., 4.0—5.0 мм шир. Столбик неопадающий, 4—5 мм дл. Семена неправильно округлые 1.1—1.3 мм дл., 1.1—1.2 мм шир., черные, блестящие, с прямым выростом 0.6—0.8 мм дл., к которому прикрепляется маленькая плотная карункула.

Тип: «Южные отроги Чаткальского хребта, горы Бозбу-Тоо, близ села Боз-Пиек, скалы, 1500 м над ур. м., 23 VII 2005, Г. А. Лазьков» (LE, isotypi: FRU, MW, UPS).

Родство. От *C. microphylla* Mikhailova отличается более короткими и широкими коробочками, более тонкими, почти горизонтально отогнутыми цветоножками и ветвями соцветия и реснитчатыми в основании чашелистиками.

Благодарности

Исследование осуществлено при финансовой поддержке проекта Международного научно-технического центра (МНТЦ). Грант KR-973: «Сохранение и использование гермоплазмы дикорастущей флоры Кыргызстана для решения генетико-селекционных и народнохозяйственных задач».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Михайлова М. А. О некоторых среднеазиатских видах *Corydalis* Vent. (*Fumariaceae*) // Новости систематики высших растений. Л., 1982. Т. 19. С. 81—98.

SUMMARY

A new species *Corydalis bosbutooënsis* Lazkov from Kirgizstan is described. A morphological description is given. Differences from related species *C. microphylla* Mikhailova are disscused.

УДК 561.4 : 551.782 (571.63) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 6

© Б. И. Павлюткин

ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДА *STYRAX* (*STYRACACEAE*) ИЗ ПОЗДНЕМИОЦЕНОВОЙ УСТЬ-СУЙФУНСКОЙ ФЛОРЫ (ПРИМОРЬЕ, ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

B. I. PAVLYUTKIN. REPRESENTATIVES OF THE GENUS *STYRAX* (*STYRACACEAE*) FROM THE LATE MIOCENE UST'-SUIFUN FLORA (PRIMORYE, RUSSIAN FAR EAST)

Дальневосточный геологический институт РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
Факс (4232)317847
E-mail: fegi@online.marine.su
Поступила 11.03.2005
Окончательный вариант получен 12.12.2005

Дана краткая характеристика позднемиоценовой усть-суйфунской флоры Приморья. Описаны представители рода *Styrax* (4 вида, из них 2 новых и 1 новая комбинация), обнаруженные в указанной флоре.

Ключевые слова: ископаемая флора, поздний миоцен, Приморье, Россия.

Усть-суйфунская флора в геологическом отношении связана с одноименной свитой, распространенной в бассейне р. Раздольная (= Суйфун) в ее нижнем течении. Возраст свиты, по результатам изучения микро- и макрофлоры и радиоизотопным данным, датируется поздним миоценом с незначительным отклонением в поздний средний миоцен. Свита сложена преимущественно галечниками аллювиального генезиса, включающими маломощные прослои тонкообломочных туфов и туффитов, приуроченные к границам аллювиальных ритмов. Указанные более или менее протяженные прослои аккумулируют в себе многочисленные макрофитофоссилии, представленные преимущественно отпечатками листьев, реже – фруктификаций и опадающих побегов. В типовой местности свита залегает с размывом на угленосных отложениях верхнего олигоцена и перекрывается мио-плиоценовыми базальтами. Мощность свиты достигает 120 м.

Усть-суйфунская флора относится к наиболее хорошо изученным среди третичных флористических комплексов Приморья. Возрастное положение флоры не изменилось со времени первой посвященной ей публикации (Криштофович, 1946). Она долгое время рассматривалась как самое молодое, завершающее звено в ряду третичных флор региона (Байковская, 1974). Совсем недавно в усть-суйфунской свите (в типовой местности) автором обнаружена флора более молодого фитостратиграфического уровня, соответствующего второй половине позднего миоцена (Павлюткин, 2002). В отличие от уже известных фитокомплексов, основной особенностью которых является полное отсутствие буковых, новый тип усть-суйфунской флоры характеризуется доминированием бука (*Fagus palaeograndifolia* Pavlyutkin) с незначительным участием каштана (*Castanea miomollissima* Hu et Chaney).

Оба типа флор, несмотря на различие в доминантах, характеризуются значительной общностью на видовом уровне. Наибольшим разнообразием отличаются семейства *Betulaceae*, *Ulmaceae*, *Juglandaceae*, *Salicaceae*, *Aceraceae*. Входящие в них роды обнаружены практически во всех тафоценозах. Примечательно отсутствие достоверно установленных макрофоссилий *Quercus*. Даже в пыльцевых спектрах степень участия этого рода характеризуется оценкой «нет — единично». «Дефицит» *Quercus* сохраняется и в плиоценовых флорах. Это подтверждает точку зрения исследователей, считавших Приморские дубравы — ассоциации с преобладанием *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. — совсем молодым (почти четвертич-

ным) образованием (Сочава, 1946; Криштофович, 1958). В палиноспектрах пыльца дуба монгольского появляется в изобилии (до 40—50 %) почти внезапно начиная с эоплейстоцена (Короткий и др., 1980).

Одна из основных особенностей усть-суйфунской флоры обоих уровней — весьма малое участие хвойных, особенно представителей семейства сосновых. Еще реже встречаются папоротники. Между тем в спорово-пыльцевых комплексах из типовых разрезов усть-суйфунской свиты хвойные преобладают, причем это касается как сосновых, так и таксодиевых. В таксономическом отношении те и другие представлены довольно разнообразно. Характерно, что до сих пор ни в одной из многочисленных коллекций усть-суйфунской флоры не обнаружены макрофоссилии *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. — вида, весьма распространенного в современной дендрофлоре Приморья, причем как в горных лесах, так и в почти равнинных. Правда, в последних он изрядно пострадал от воздействия человека.

Но менее загадочно отсутствие в усть-суйфунской флоре макрофоссилий берез sect. *Albae.* Все известные (по отпечаткам листьев) ископаемые виды относятся к секциям *Costatae* и *Fruticosa.* И это при том, что березы секции *Albae* в современной флоре Приморья занимают чаще более низкие гипсометрические отметки по сравнению с березами секции *Costatae* и, казалось бы, у них было больше шансов попасть в захоронения в геологическом прошлом. Можно предположить, что вышеуказанные компоненты современной дендрофлоры Приморья заняли в ней доминирующие позиции в совсем недавнем геологическом прошлом. Вероятно, их следует рассматривать как группу молодых иммигрантов, вошедших в состав Приморского леса после фазы позднеплиоценовой ксерофитизации и последовавшего четвертичного похолодания (Павлюткин, 2001).

Усть-суйфунская флора отражает теплоумеренный, листопадный, мезофитный тип леса. Многие ее компоненты, как справедливо отмечала Т. Н. Байковская (1974), имеют близкие аналоги в современных дальневосточных лесах южной подзоны. Вечнозеленые элементы в ее составе образуют немногочисленные вкрапления, главным образом во флоре верхнего уровня (Павлюткин, 2002). Однако, кроме вышеперечисленных семейств цветковых растений, являющихся почти обычными компонентами усть-суйфунской флоры, в ее составе отмечаются представители других семейств, хотя встречаются они довольно редко и как правило единичными экземплярами в коллекциях. Характеристика большинства из них дана в соответствующих монографических работах, посвященных указанной флоре (Байковская, 1974; Павлюткин, 2001, 2002). В данной статье рассматриваются представители рода *Styrax*, обнаруженные в двух местонахождениях усть-суйфунской флоры (см. рисунок).

Сем. *STYRACACEAE*

Род *Styrax* L., 1753

Styrax iljinskajae Pavlyutkin sp. now.

Табл. I, *1*, *2*

Holytype: leaf imprint, Upper Miocene, Primorye, Pavlovka; Coll. 9035D, specimen 38, tab. I, fig. 1; [FEGI].

Leaf complete, (7.5 cm long, 5.5 cm wide); lamina ovate; base broadly rounded, slightly emarginated at petiole; apex acute with abruptly short-attenuate tip; margin dentate except tip; teeth closely-set, short, with shortly attenuate tips; venation eucamptodro-



Местонахождения усть-суйфунской флоры, Приморье, Дальний Восток России.
1 — Павловка, *2* — Тереховка.

mous; primary comparatively thick, slightly curved, abruptly thinned towards apex; secondaries (6—7 pairs) parallel but more or less regulary upcorving arising from midrib at an angle of 45—60° and sending the margin six slightly curved branches, with converge at the margin, forming obscure loops; basal pair diverge somewhat above the base below wich, two thinner infrabasal pairs also send branches to the margin; tertiaries densely arranged, slightly curved, not infrequently madianly forked, subperpendicular to midrib; higher order veins indistinct.

Лист полный (≈7.5 см дл. и 5.5 см шир.), яйцевидный с ширококруглым, чуть выемчатым у черешка основанием и острой верхушкой, слегка выпуклыми сторонами, сходящимися к основанию под углом 85°, с внезапно оттянутым коротким кончиком, частично поврежденным. Край зубчатый, исключая кончик. Зубчики частые, более или менее регулярно расставленные, низкие широкие, с пологовыемчатыми сторонами и коротко оттянутыми кончиками. На отпечатке запечатлена нижняя поверхность листа. Главная жилка, слегка дугообразно изогнутая в нижней части листа, а дальше прямая, ≈1 мм толщ. при основании, быстро утоичается к верхушке. Вторичные жилки (6—7 пар) тонкие, более или менее равномерно изогнутые кверху, отходят от главной под углом 45—60° (угол отхождения уменьшается в направлении верхушки листа); жилки нижней пары отходят почти супротивно на 0.3 см выше основания пластинки; следующие две пары супротивные, остальные очередные; на пути к краю вторичные жилки отдают под углом 35—45° до 6 дуговидных базископических ответвлений, соединяющихся нечетко видимыми петлями у самого края листа; сами жилки соединяются петлевидно: каждая — с нижним ответвлением от следующей вторичной жилки. Ниже базальной пары имеются 2 пары тонких инфрабазальных жилок, также дающих ответвления. В 4 более широких интервалах между вторичными жилками наблюдаются вставочные жилки, почти равные по толщине вторичным и протягивающиеся параллельно им до половины ширины полупластинки. Третичные жилки частые (до 8 на 1 см дл. вторичной жилки), прямые, но нередко бифуркирующие в средней части интервала, иногда соединяющиеся с соседними третичными короткими анастомозами; ориентированы они субперпендикулярно главной жилке и косо по отношению к вторич-

ным. Жилки более высоких порядков практически не различимы. Черешок не сохранился.

В первоначальном варианте данный отпечаток был отнесен автором к роду *Actinidia*, однако И. А. Ильинской обоснована принадлежность его особому виду стиракса из родства *S. obassia* Siebold et Zucc. Новый ископаемый вид, по ее мнению, обнаруживает сходство с современным *Styrax obassia*, но отличается от него, как и от ископаемого *S. protoobassia* Tanai et Onoe, более частыми третичными жилками, ориентированными почти перпендикулярно главной жилке, многочисленными базископическими ответвлениями от вторичных жилок, отходящими под более острыми углами. К отличительным особенностям следует добавить зубчатость, проявляющуюся почти по всему периметру пластинки. Этот признак, в общем-то не характерный для листьев представителей обсуждаемого рода, послужил основанием для первоначального отнесения описанного отпечатка листа к роду *Actinidia*.

Голотип: отпечаток листа, верхний миоцен, усть-суйфунская свита; Павловка (Приморье), кол. 9035Д, обр. 38 (табл. I, *1*); [ДВГИ].

Этимология: вид назван в честь палеоботаника И. А. Ильинской.

Материал: кол. 9035Д, обр. 38.

Местонахождение: верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Павловка (Приморье).

Styrax ustsuifunensis Pavlyutkin sp. nov.

Табл. II, *1*, *2*

Styrax sp., Павлюткин, 2001, Позднемиоцен. фл. Тереховки, Южн. Приморье : 68, табл. 16, фиг. 3, рис. 11, *2*.

Holotype: leaf imprint, Upper Miocene; Primorye, Terekhovka, Coll. 4130, specimen 75, tab. II, fig. 1; [FEGI].

Leaf complete, small (lamina 5 cm long, 2 cm wide); base cuneate-rounded; apex gradually contracted with attenuate tip; margin entire but with obscure teeth in upper part; venation camptodromous; primary strong; secondaries (about 7 pairs) parallel but slightly irregular, evenly upcurving, arising from midrib at an angle of 45°, forming near the margin a series of gradually diminishing loops; between them are solitary intercalary veins; tertiaries not densely arranged percurrent or medianly forked, perpendicular to the secondaries; higher order veins indistinct.

Лист продолговато-эллиптический (5 см дл., 2 см шир.), с клиновидно-округлым основанием и плавно суженной верхушкой с оттянутым кончиком, частично деформированным. Край цельный. Жилкование камптодромное: главная жилка прямая, вторичные (около 7 пар и еще несколько нечетко видимых укороченных в кончике) отходят от главной с заметной нерегулярностью под углом ≈45° и, плавно изгибаясь кверху, соединяются у края, формируя серию последовательно уменьшающихся петель. В широких интервалах — одиночные вставочные жилки, конформные вторичным, достигающие половины ширины полупластинки и соединяющиеся в конце с третичными жилками. Последние редкие, сквозные или бифуркирующие в середине интервала, перпендикулярные вторичным жилкам. Жилки более высоких порядков не различимы.

Вид выделен на базе образца, описанного ранее (Павлюткин, 2001) в составе позднемиоценовой флоры Тереховки как *Styrax* sp.

Голотип: отпечаток листа, верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Тереховка (Приморье); кол. 4130, обр. 75 (табл. II, *1*); [ДВГИ].

В третичных флорах российского Дальнего Востока находки листьев стиракса единичны (Кодрул, 1999; Аблаев, 2000); в плане сходства они увязываются обычно с ископаемым видом *S. protoobassia* Tanai et Onoe. Большинство находок ископаемых листьев *Styrax* на территории Японии также относится к *S. protoobassia*. Исключением является *S. protojaponica* Tanai из плиоценовой флоры Mogi (Tanai, 1976). Однако его изображение (tab. 2, fig. 4) практически нечитаемо из-за сильной зачерненности листа; на зарисовке фрагмента пластинки видно, что край расставленно-зубчатый с крючковатыми мелкими зубчиками, что отмечается у листьев современного *S. japonica* Siebold et Zucc. Листья из позднемиоценовой японской флоры Tatsumitoge, отнесенные к *S. protojaponica* (Ozaki, 1980: tab. 8, fig. 5, 6), отличаются от усть-суйфунского экземпляра типом окончания вторичных жилок и густой сетью жилок высоких порядков (выше третьего), не наблюдаемых у рассматриваемого вида. Еще бóльшие отличия проявляются при сравнении с японским ископаемым *S. miyataensis* Huz. et Uemura, сопоставляемым его авторами с рецентным *S. obassia* (Huzioka, Uemura, 1973).

Среди современных видов, которых только в Китае более 20, у нового вида явное сходство намечается с *S. perkinsiae* Rehd. (табл. II, *3*), произрастающим в китайской провинции Сычуань (Szechuan); в меньшей степени сходство выражено при сравнении с *S. odoratissimus* Champ., распространенным в южных провинциях Китая.

Материал: кол. 4130, обр. 75.

Местонахождение: верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Тереховка (Приморье).

Styrax rarinervis (Baik.) Pavlyutkin comb. nov.

Табл. II, *4*

Pterostyrax rarinervis Baik. 1974, Верхнемиоцен. фл. Южн. Приморья : 96, табл. 21, фиг. 4, табл. 23, фиг. 12, рис. 26.

Голотип: отпечаток листа, кол. 1316, обр. 24 [БИН], верхний миоцен, усть-суйфунская свита, р. Вторая Речка, обн. 114 (Приморье), Байковская 1974, 1. с. : 96, табл. 21, фиг. 4, рис. 26.

Описание. Лист яйцевидный, 9 см дл. (сохранилось 8.3 см) и 5 см шир., с клиновидным, слегка поврежденным основанием и острой верхушкой с оттянутым кончиком, полностью сохранившимся только на противоотпечатке. Главная жилка почти не отличается по толщине от вторичных. Последние немногочисленные (4 пары) отходят нерегулярно, из них 2 нижние — под углом ≈45°. Соединяясь, они образуют серии последовательно уменьшающихся петель, прослеживающихся довольно далеко вдоль края в направлении верхушки листа. Жилки 3-й и 4-й пар короткие, отходят почти под прямым углом. Вдоль края основания пластинки проходит тонкая жилка, соединяющаяся с базископическими ответвлениями нижней вторичной жилки. Третичные жилки редкие, прямые или бифуркирующие в середине интервала, с преобладанием направления, перпендикулярного вторичным жилкам. Интервал между вторичными жилками 2-й пары и главной жилкой заполнен третичными жилками, формирующими рыхлую сетку. Жилки более высоких порядков не различимы. Край неясно-зубчатый, с широко расставленными, слабо выраженными низкими зубчиками. Описанный своеобразный тип жилкования отмечается у листьев некоторых видов рода *Styrax*. Что касается рода *Pterostyrax*, то у всех его 3 известных современных видов, в частности у *P. corymbosa* Siebold

et Zucc., с которым соотносятся, по мнению Байковской, усть-суйфунские образцы, вторичные жилки более многочисленные, третичные частые, а зубчики (тоже частые) оттянутые, пальцевидные.

Усть-суйфунские экземпляры, рассматриваемые в объеме новой комбинации, обнаруживают сходство с рецентным китайским *S. faberi* Perk. (табл. II, *5*), произрастающим в провинциях Центрального и Южного Китая, но наибольшее сходство у них проявляется, по мнению Ильинской, с современным китайским *S. hemsleyana* Dils. Натурные наблюдения автора в китайской провинции Цзянсу (Jiangsu) показали, что *S. faberi* отличается значительным листовым диморфизмом. Характерно, что листья, морфологически сходные как с голотипом, так и паратипом «*Pterostyrax*» *rarinervis*, могут находиться на одном побеге, причем одии из них — с низкими расставленными зубчиками, а другие — цельнокрайные.

Материал: кол. 1316 Байковской, обр. 24, 54 (с противоотпечатками); кол. 9035Д (автора), обр. 37 (с противоотпечатком).

Местонахождения: верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Вторая Речка, Павловка (Приморье).

Styrax cf. *obassia* Siebbold et Zucc.

Табл. I, *3*

Styrax cf. *protoobassia* Tanai et Onoe, Павлюткин 2001 : 67, табл. 16, фиг. 2.

Кроме описанного выше *S. ustsuifunensis*, в тереховской флоре обнаружен еще 1 вид стиракса, очень близкий (по листьям) современному восточноазиатскому *S. obassia* (табл. I, *4*). Отпечаток неполный, верхняя часть деформированного листа не сохранилась, тем не менее сходство с листьями как *S. obassia*, так и ископаемого *S. protoobassia*, с которым первоначально (Павлюткин, 2001) сопоставлялся тереховский экземпляр, довольно четкое. На отпечатке запечатлен оттиск нижней поверхности листа с резко выступающей сетью жилок, включая третичные. На сохранившейся части листа край цельный, лишь в самом верху (слева) заметно короткое ответвление в край от петли, образованной базископическими жилками, что довольно типично для *S. obassia*. Отличие ископаемого образца от *S. obassia* проявляется в ориентировке третичных жилок: их направление по отношению к главной жилке ближе к субперпендикулярному.

Материал: кол. 4130, обр. 372.

Местонахождение: верхний миоцен, Тереховка (Приморье).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Биостратиграфия палеогена побережья юга Приморья. Владивосток, 2000. 117 с.

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 196 с.

Кодрул Т. М. Фитостратиграфия палеогена Южного Сахалина. М., 1999. 151 с. (Тр. ГИН РАН; вып. 519).

Короткий А. М., Караулова Л. П., Троицкая Т. С. Четвертичные отложения Приморья: стратиграфия и палеогеография. Новосибирск, 1980. 234 с.

Криштофович А. Н. Миоценовые растения из суйфунской свиты Уссурийского края // Бот. журн. 1946. Т. 31. № 4. С. 7—34.

Криштофович А. Н. Происхождение флоры Ангарской суши // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 7—41.

Павлюткин Б. И. Позднемиоценовая флора Тереховки, Южное Приморье. Владивосток, 2001. 128 с.

Павлюткин Б. И. Позднемиоценовая флора юга Приморья. Владивосток, 2002. 192 с.

Сочава В. Б. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза Маньчжурского смешанного леса // Матер по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2. С. 283—318.

Huzioka K., Uemura K. The Late Miocene Miyata flora of Akita Prefecture Northeast Honshu, Japan // Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, 1973. Vol. 16. N 4. P. 661—738.

Ozaki K. Late Miocene Tatsumitoge flora of Tottori Prefecture, Southwest Honshu, Pt 3 // Sci. Rep Yokohama Natn. Univ. Sec. 2. 1980. N 27. P. 19—45.

Tanai T. The revision of the Pliocene Mogi flora, described by Nathorst (1883) and Florin (1920) // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4. 1976. Vol. 17. N 2. P. 277—346.

SUMMARY

Late Miocene Ust' Suifun flora of Primorye is characterized in brief. The representatives of the genus *Styrax* (4 species, including 2 new ones, 1 new combination) are described.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 (470.531)

© Г. П. Урбанавичюс, А. В. Мелехин

ИНТЕРЕСНЫЕ НАХОДКИ ЛИШАЙНИКОВ *MARONELLA LARICINA* И *MICAREA LUTULATA* В ПЕРМСКОМ КРАЕ

G. P. URBANAVICHUS, A. V. MELEKHIN.
NOTEWORTHY RECORDS IN LICHEN SPECIES *MARONELLA LARICINA* AND *MICAREA LUTULATA* IN PERM TERRITORY

Полярно-Альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН
184256 Кировск-6, Мурманская обл.
E-mail: urban@aprec.ru; melihen@yandex.ru
Поступила 12.04.2005
Окончательный вариант получен 21.10.2005

Приводятся новый для России лишайник *Maronella laricina* из Коми-Пермяцкого автономного округа и редкий *Micarea lutulata*, ранее известный из Мурманской обл. Даны описание, экология и распространение этих видов. Показаны отличительные признаки рода *Maronella* и близкого рода *Biatorella*.

Ключевые слова: лишайники, Пермский край, Россия.

Коми-Пермяцкий автономный округ (КПАО) расположен в северо-западной части Пермского края. Район исследований находится на восточной окраине Русской равнины в Предуралье. Климат данной местности умеренно-континентальный. Среднегодовое количество осадков составляет от 500 до 700 мм; средняя июльская температура +17 °C и средняя январская –16 °C. Район исследования относится к подзоне южной и средней тайги (Назаров, Шарыгин, 1999), здесь распространены среднетаежные сосновые с березой долгомошные и сфагновые леса, часто в сочетании со сфагновыми, переходными и верховыми болотами. Встречаются сосновые с елью и лиственницей, зеленомошные и лишайниковые кустарничковые леса. На самом юге района распространены вторичные сосновые и березовые с участием липы травянистые леса и сельскохозяйственные земли. Остатки коренной растительности (южнотаежные пихтово-еловые и елово-пихтовые, местами с подлеском из липы, леса с участием неморальных трав) расположены равномерно небольшими участками.

Первые сведения о лихенофлоре КПАО приведены в работе Е. М. Шкараба (1970). В результате изучения эпифитной лихенофлоры коренных пихтово-еловых лесов составлен список из 107 видов лишайников. Начиная с 2002 г. на территории КПАО А. В. Мелехиным проводятся планомерные исследования лихенофлоры (под руководством Е. М. Шкараба (Пермский государственный педагогический университет)).

Наиболее изученной на данный момент является центральная часть округа, где проходит граница между южной и средней тайгой — восточная часть Верхнекамской возвышенности (240—337 м над ур. м.) и Косинская низменность (120—150 м над ур. м.). Для этой территории выявлено около 190 видов лишайников.

В результате определения образцов, собранных А. В. Мелехиным в 2003 г. (в Лаборатории бриологии и лихенологии Полярно-Альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН), выявлено 2 вида лишайников — *Maronella laricina* M. Steiner который относится к новому роду лихенобиоты России, *Micarea lutulata* (Nyl.) Coppins, обнаруженный во второй раз в России. Ниже приводятся описания этих видов, их условий местообитания, координаты, дата сбора и характеристика распространения. Образцы указанных видов переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

M. laricina — единственный представитель рода *Maronella* M. Steiner (сем. *Acarosporaceae*) был известен из Австрии и Испании (Hafellner, 2004). Описание дано на основании изучения наших и австрийских образцов, хранящихся в Гербарии LE.

Таллом накипной, гранулярный; гранулы мелкие, около 0.2 мм в диам., не прочно прикрепленные к субстрату, зеленовато-серые, зеленовато-черноватые, на срезе с неясно выраженным коровым слоем. Водоросль *Trebouxia* 10—20 мкм в диам. Апотеции многочисленные, леканориновые, мелкие, 0.1—0.3 мм в диам.; диск плоский, ржаво-коричневый с относительно широким, хорошо выраженным светлым, одноцветным с талломом краем. Гимений около 60 мкм выс., бесцветный, парафизы ветвящиеся и анастомозирующие, 1.5—2 мкм шир., апикальные клетки слабо утолщенные; эпитеций оранжево-коричневый; гипотеций светлый. Сумки широко булавовидные, 40—50 × 18—25 мкм, с многочисленными спорами (>100). Споры одноклеточные, бесцветные, продолговатые, с округлыми кончиками, 3—4 × × 1.5—2 мкм. Пикнидии нами не обнаружены.

Таллом от КОН, С, Pd не изменяется. Пигментированные части апотеция от КОН окрашиваются в пурпурный цвет.

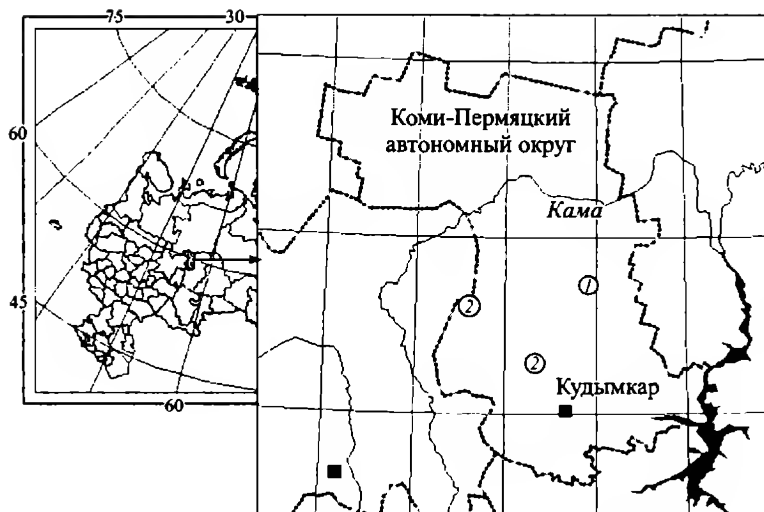
Распространение в России (см. рисунок): КПАО, Косинский р-н, окраина д. Варыш, пастбище в пойме р. Коса, 59°44′ с. ш., 54°55′ в. д.; на живой коре умеренно освещенной горизонтальной поверхности ветки пихты в кроне, на высоте 5 м от почвы (диаметр основания ствола 0.5 м), 10 VIII 2003, L4704.

Общее распространение: Европа (Австрия, Испания, Россия).

Можно отметить достаточно близкое совпадение экологических условий обитания вида в Пермском крае и в Австрии, где он так же произрастает на стволах отдельно стоящих деревьев на сельскохозяйственных удобряемых лугах (Poelt, 1969). Вместе с *M. laricina* в Австрии отмечено произрастание видов *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Imshaugia aleurites* (Ach.) S. L. F. Meyer, *Lecanora chlarotera* Nyl., *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl., *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Usnea hirta* Weber ex F. H. Wigg., *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr. (Steiner, 1959 — цит. по: Hafellner, 2004). В КПНО совместно с *M. laricina* отмечены виды *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach., *Naetrocymbe punctiformis* (Pers.) R. C. Harris, *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda.

Ранее предпринятые попытки включить *M. laricina* в род *Biatorella* DNot. являются некорректными (Hafellner, 2004). Для видов рода *Biatorella* характерны типичные биаториновые апотеции, специфичный апикальный аппарат сумок и отсутствие кристаллов на эпитеции. *M. laricina* имеет леканориновые апотеции, простое строение апикального аппарата сумок и хорошо выраженный слой кристаллов, окружающий апикальные клетки парафиз (Hafellner, 2004).

M. lutulata — редкий вид, ранее был известен для территории России под названием *Biatora laxula* (Nyl.) Räsänen из Мурманской обл. — Печенгская Лапландия, побережье оз. Куэтсъярви (Räsänen, 1943). В 7 выпуске Определителя лишайников России (Определитель..., 1998) не указан. Приводим краткое описание



Места сбора лишайников в Коми-Пермяцком автономном округе:
1 — Maronella laricina, 2 — Micarea lutulata.

вида по результатам изучения наших образцов и литературным данным (Coppins, 1992).

Таллом гладкий или трещиноватый, до мелко ареолировано-гранулярного (но без четко ограниченных гранул или ареол), серый, зеленоватый или желтовато-коричневый, иногда красновато-коричневый. Клетки фотобионта 5—12(—15) мкм в диам. Апотеции 0.2—0.4 мм в диам., или сложные, гроздевидные, тогда до 0.8 мм, выпуклые до шаровидных, серо-коричневые до черных. Эксципул отсутствует; эпитеций бесцветный или светло-оливковый (окрашенные части от K становятся синевато-зелеными); гимений 30—40 мкм выс., бесцветный, светло коричнево-оливковый или синевато-зеленый, пигмент часто в вертикальных полосах; гипотеций часто темный, коричневый, красновато-коричневый (от K не изменяется или становится более интенсивно окрашенным, от N не изменяется). Парафизы достаточно рассеянные, двух типов: а) часто ветвящиеся, около 0.5—1(—1.5) мкм шир.; б) простые или собранные в пучки, 1.5—2 мкм шир. Сумки 30—40 × 7—10 мкм. Споры овальные или яйцевидные, 1-клеточные, 6—9 × 2—3(—4) мкм. Пикнидии погруженные, черные, 80—200 мкм в диам.; конидии палочковидные, (3.5—)4—5(—5.5) × 1—1.5 мкм.

Таллом от K, C, KC и P не изменяется. Лишайниковые вещества неизвестны.

Обитает на камнях или корнях в достаточно сухих (не заливаемых) местах, но в более или менее влажных условиях.

В Юрлинском р-не КПАО сделано 2 находки (см. рисунок):

— на окраине с. Юрла, 59°18′ с. ш., 54°20′ в. д.; в молодом смешанном лесу на умеренно освещенной горизонтальной поверхности ржавого швеллера на территории заброшенной автозаправочной станции, 4 V 2003, L4702;

— в 10 км на северо-запад от с. Усть-Березовка, 59°40′ с. ш., 53°35′ в. д.; на хорошо освещенной верхней поверхности силикатного камня, лежащего на песке на обочине лесовозной дороги в молодом смешанном лесу, 20 VIII 2003.

Общее распространение: Европа (Норвегия, Швеция, Финляндия, Дания, Ирландия, Великобритания, Голландия, Германия, Австрия, Чехия, Испания, Италия,

Россия), Азия (Китай), Сев. Америка (Канада). Бореальный евразиатско-североамериканский вид.

Близкий вид *M. sylvicola* (Flot.) Vězda et V. Wirth, обитающий в подобных условиях, отличается окраской гипотеция (черновато-зеленый в верхней части, если от К изменяется, то становится интенсивно зеленым, и темно коричневато-пурпурный в нижней части, от К становится интенсивно фиолетовым). Другой эпилитный вид *M. tuberculata* (Sommerf.) R. A. Anderson также имеет зеленовато-черный или синевато-зеленый гипотеций (от К становится интенсивно сине-зеленым). Еще один вид *Micarea* из подобных местообитаний с темноокрашенным коричневатым гипотецием *M. erratica* (Körb.) Hertel, Rambold et Pietschm. почти всегда имеет хорошо развитый эксцинул и вогнутый или плоский диск апотеция.

Благодарности

Работа выполнена при частичном финансировании Управления охраны окружающей среды Пермской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Определитель лишайников России. Вып. 7. Лецидеевые, Микареевые, Порпидиевые. СПб., 1998. 166 с.

Назаров Н. Н., Шарыгин М. Д. География. Пермская область. Пермь, 1999. 245 с.

Шкараба Е. М. Характеристика некоторых форм консортивных связей в лесах северо-западного Предуралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1970. 25 с.

Coppins B. J. Micarea Fr. // The lichen flora of Great Britain and Ireland. London, 1992. P. 371—384.

Hafellner J. A revison of *Maronella laricina* and *Piccolia ochrophora* // Symb. Bot. Ups. 2004. Vol. 34 N 1. P. 87—96.

Poelt J. Bestimmungsschlussel Europaischer Flechten. Verlag J. Cramer, 1969. 757 p.

Räsänen V. Petsamon jäkäläkasvisto. Lisiä Fennoskandian arktisen alueen jäkäläkasviston tuntemiseen // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1943. Vol. 18. N 1. P. 1—110.

SUMMARY

The genus *Maronella* and species *Maronella laricina* are reported for the first time from Russia. *Micarea lutulata* is reported for the second time from Russia. The distinguishing characters between *Maronella* and *Biatorella* are summarized. The notes on ecology and distribution of the species are given.

УДК 581.526.3 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 6

© А. Ш. Ибрагимов

О НОВОМ СЕМЕЙСТВЕ *AZOLLACEAE* (*SALVINIALES*, *POLYPODIOPHYTA*) ДЛЯ ФЛОРЫ АЗЕРБАЙДЖАНА И КАВКАЗА

A. SH. IBRAGIMOV. ON THE FAMILY *AZOLLACEAE* (*SALVINIALES*, *POLYPODIOPHYTA*) AS NEW TO THE FLORA OF CAUCASUS AND AZERBAIJAN

Институт генетических ресурсов НАНА
Азадлыг пр. 155, Баку, АЗ 1106
Тел. (99412)4499129, (99412)4629462
Факс (99412)4499220
E-mail: akparov@yahoo.com
Поступила 30.03.2005

Приведены данные о находках *Azolla caroliniana*, нового для флоры Азербайджана и Кавказа сем. — представителя *Azollaceae*.
Ключевые слова: *Azolla caroliniana*, *Azollaceae*, иовые таксоны для Азербайджана, Кавказа.

В 2004 г. была проведена Международная экспедиция под руководством А. Ш. Ибрагимова по всей территории 20 ботанико-географических районов Азербайджана. Во время этой экспедиции при флористических и геоботанических исследованиях территории нами было собрано большое количество семенного и гербарного материала. В результате обработки собранных гербарных образцов было обнаружено несколько видов растений, которые до настоящего времени не были известны во флоре Азербайджана и Кавказа. Одним из них оказался *Azolla caroliniana* Willd., относящийся к роду *Azolla* Lam. и сем. *Azollaceae* Wettst., прежде для Азербайджана и Кавказа не приводившихся. Согласно литературным данным, род *Azolla* аключает 6 видов (Махлин, Сурова, 1978). Из них 2 вида: *A. caroliniana* Willd. и *A. filiculoides* Lam. С. К. Черепановым (1995) указываются для европейской части бывшего СССР. *Azolla caroliniana* распространена в водоемах Северной Америки (преимущественно в южных областях США), в Мексике, Южной Америке, на западе Индии и в Австралии.

Azolla caroliniana впервые найдена нами в следующих трех пунктах Азербайджанской Республики — Ленкорань-Астаринском (Биласувар, 29 VI 2004 г.) и Куба-Хачмазском (Набрань, 12 VII 2004 г.; Сиязань, 15 VII 2004 г.) районах. Образцы вида были собраны в водоемах, прудак, в стоячих, медленио текущих пресных водах, в прибрежных водоемах Каспия, в арыках, оросительных каналах и болотах. В указанных местообитаниях *Azolla caroliniana* растет обильно и местами образует густые заросли — *Azolletum*, создавая своеобразные растительные группировки с водно-болотными и прибрежно-водными растениями. Нами в этих группировках зарегистрированы: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Lemna minor* L., *Potamogeton natans* L., *P. amblyophyllus* C. A. Mey., *P. pectinatus* L., *P. crispus* L., *Butomus umbellatus* L. и др.

Таким образом, выявленные нами вид *Azolla caroliniana* Willd. и род *Azolla* Lam. сем. *Azollaceae* Wettst. являются новыми таксонами для флоры Азербайджана и Кавказа. Следует заметить, что *A. caroliniana* встречается на Кавказе как заносное растение.

Гербарные образцы *Azolla caroliniana* хранятся в гербарии Института Генетических Ресурсов Национальной АН Азербайджанской Республики, в Институте Ботаники (BAK) НАНА и в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Махлин М. Д., Сурова Т. Д. Семейство Азолловые (*Azollaceae*) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4 С. 251—254.

SUMMARY

During the International Expedition in Azerbaijan in June—July of 2004, the species *Azolla caroliniana* Willd. was collected in Bilasuvar (Lenkeran—Astara district), Nabran and Sijazan (Guba-Khachmaz district) vicinities from irrigation canals, pools, stagnant and slowrunning waters. The species, as well as the genus *Azolla* Lam. and the family *Azollaceae* Wettst., is new to the flora of Azerbaijan and Caucasus.

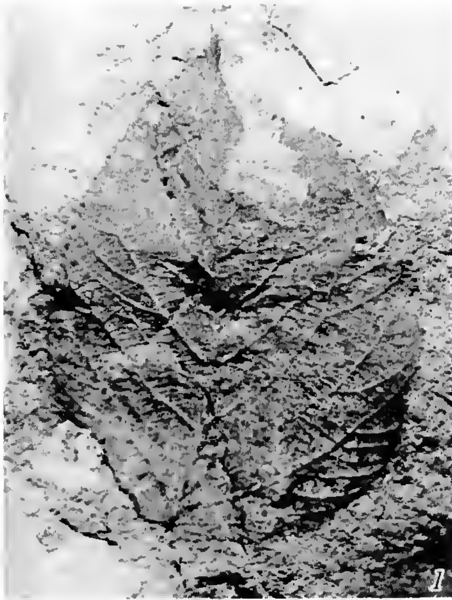








Таблица I.

1 — ***Styrax iljinskajae*** (голотип), кол. 9035Д, обр. 38, *2* — то же, фрагмент. ×2.5; *3* — ***Styrax*** **cf.** ***obassia***, кол. 4130, обр. 372; *4* — ***Styrax obassia*** (совр., Япония, Хонсю), кол. автора.

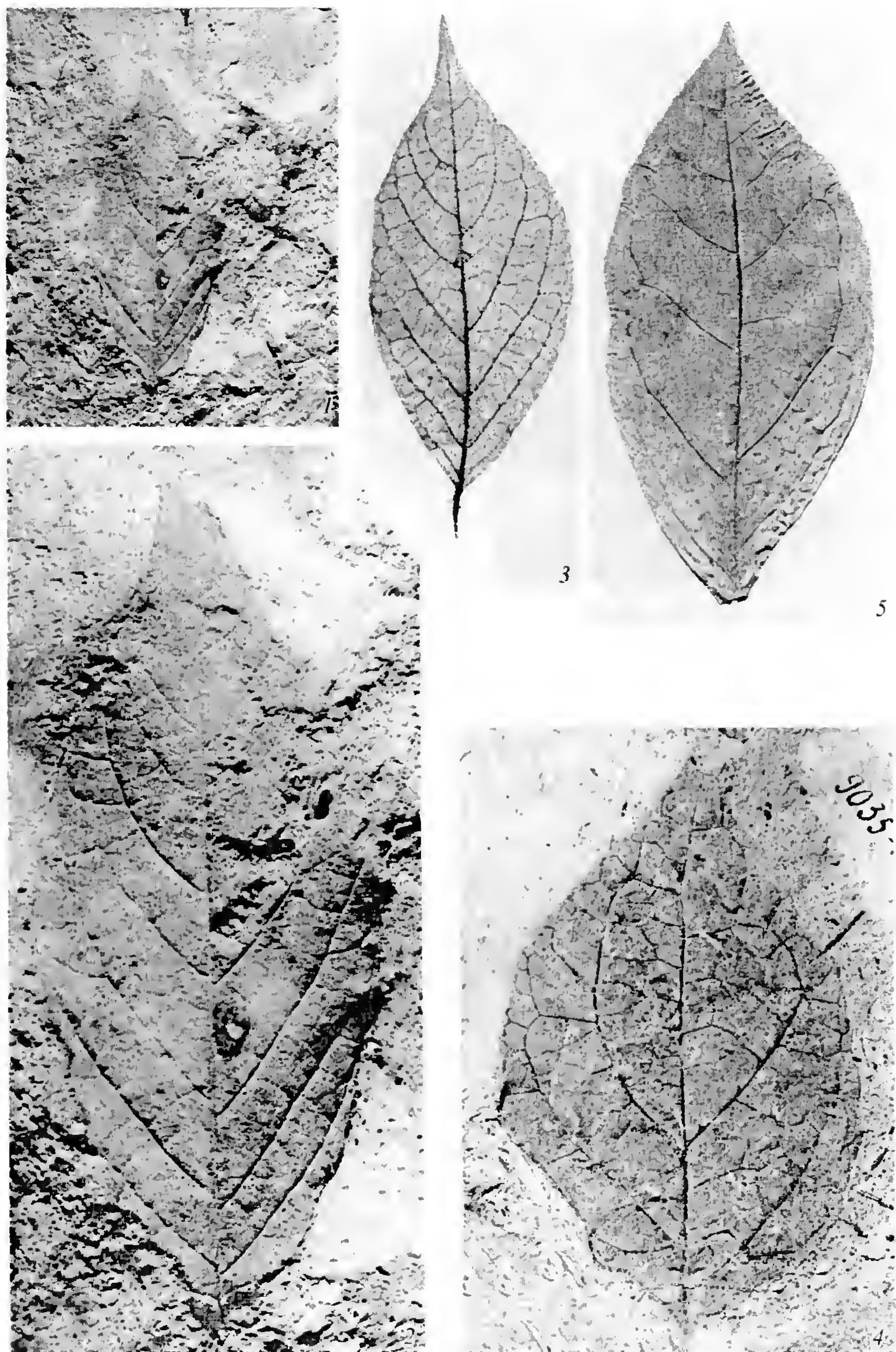


Таблица II.

1 — *Styrax ustsuifunensis* (голотип), кол. 4130, обр. 75, *2* — то же, фрагмент, ×2.5; *3* — *Styrax perkinsiae* (совр., Китай, пров. Сычуань), кол. БИН РАН; *4* — *Styrax rarinervis*, кол. 9035Д, обр. 37; *5* — *Styrax faberi* (совр., Китай, пров. Цзянсу), кол. автора.

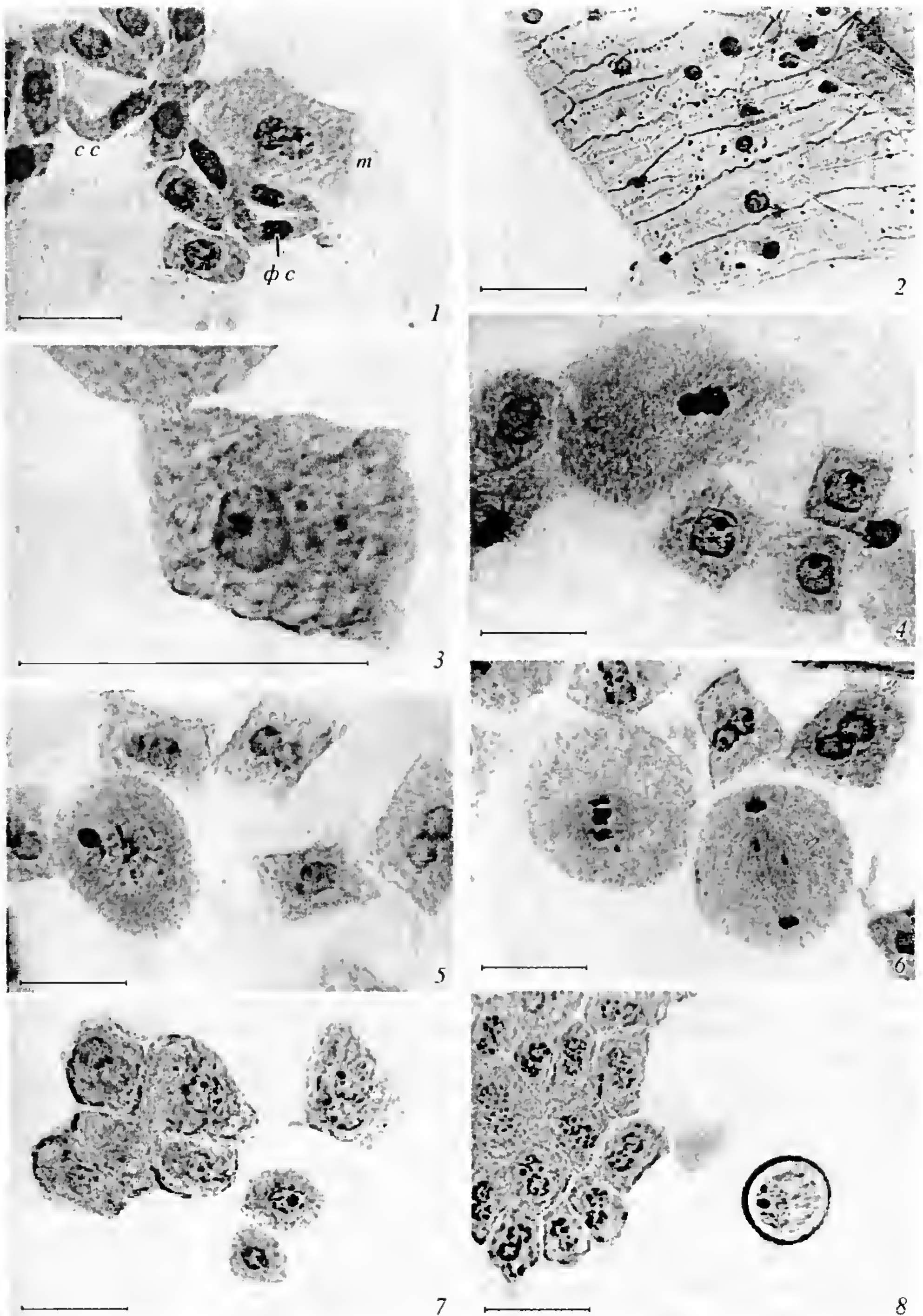


Таблица I. Клетки стенки пыльника *Sorghum bicolor* на давленых препаратах.

1 — клетки из разных тканей стенки пыльника, *2* — клетки эпидермиса, *3* — клетка тапетума, *4*—*8* — клетки тапетума во время микроспорогенеза: стадии лептотены, пахитены, мета-анафазы I, распада тетрад, вакуолизации микроспоры. *с с* — средний слой, *т* — тапетум, *ф с* — фиброзный слой. Масштабная линейка — 50 мкм.

К с. 972

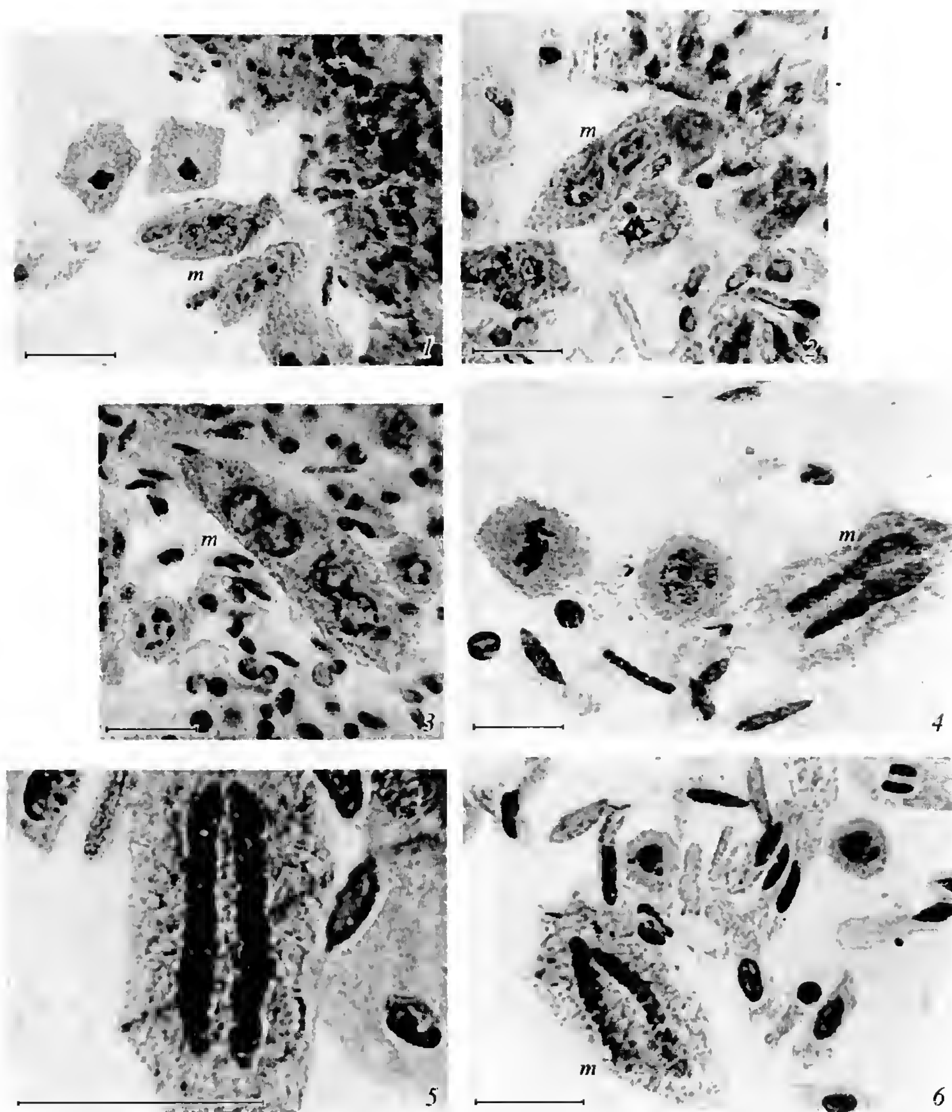


Таблица II. Клетки тапетума *Pilosella officinarum* во время микроспорогенеза.

Стадии: *1* — премейоза, *2* — пахитены, *3* — диакинеза, *4* — I деления мейоза, *5* — II деления мейоза, *6* — распада тетрад. Обозначения те же, что на табл. I. Масштабная линейка — 50 мкм.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581 : (633.174 + 582.998)

© М. И. Цветова,[1] Л. А. Эльконин,[1] О. В. Уколова[2]

ИССЛЕДОВАНИЕ КЛЕТОК ТАПЕТУМА НА ДАВЛЕНЫХ ПРЕПАРАТАХ

M. I. TSVETOVA, L. A. ELKONIN, O. V. UKOLOVA. INVESTIGATION OF TAPETAL CELLS BY MEANS OF SQUASH TECHNIQUE

[1] Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока РАСХН
410010 Саратов, ул. Тулайкова, 7
Факс (9452)64-77-88
E-mail: elkonin@mail.saratov.ru
[2] Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012 Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: botany@sgu.ru
Поступила 21.04.2005

Показана возможность исследования на давленых препаратах тапетума у представителей таксонов с секреторным типом тапетума. У *Sorghum bicolor* (секреторный тапетум без реорганизации) с разными типами геиной и цитоплазматической стерильности отмечены различия в размере клеток, количестве ядер, характере вакуолизации и т. д. У растений *Pilosella officinarum* также легко выявляются особенности тапетальных клеток и реорганизация клеточного тапетума в синцитий.
Ключевые слова: тапетум, *Poacea*, *Asteraceae*.

Сформированный пыльник цветковых растений содержит спорогенную ткань, из которой развиваются микроспороциты и пыльцевые зерна, и стенку, состоящую у многих изученных таксонов из эпидермиса, эндотеция, одного или нескольких средних слоев и тапетума (Эмбриология..., 1994). Хотя клетки каждой из тканей имеют характерные особенности, их дифференциация и специализация сопряжены с процессами, происходящими в спорогенной ткани.

Особую роль в микроспоро- и гаметогенезе играет тапетальная ткань, которая прилегает непосредственно к спорогенной ткани, а затем — к формирующимся микроспорам и пыльце. Общепризнано, что тапетум обеспечивает поступление к ним метаболитов. В клетках тапетума происходит синтез полисахаридов, используемых развивающимися пыльцевыми зернами. В них также образуются ферменты, определяющие нормальный ход микроспоро- и гаметогенеза. Так, в синтезе спорополленина — важнейшего компонента экзины пыльцевого зерна — используются продукты распада органелл тапетальных клеток — тапетосом и элайопластов (Эмбриология..., 1994; Pifanelly, Murthy, 1998; Hernandez-Pinzon et al., 1999; Wang et al., 2002, и др.). К настоящему времени выявлены тканеспецифичные гены, экспрессирующиеся только в тапетуме на определенных стадиях развития и определяющие нормальное формирование пыльцевого зерна (Huang et al., 1997; Yokoi et al., 1997; Ruiter et al., 1997; Wang et al., 2002, 2003, и др.).

В литературе имеется множество даных, свидетельствующих о том, что при возникновении мужской стерильности у растений, обусловленной либо факторами окружающей среды, либо генными или цитоплазматическими мутациями, наблюдаются нарушения в строении и функционировании тапетума (Laser, Lersten, 1972;

Kaul, 1988). Однако работ, в которых описывается тапетальная ткань, намного меньше, чем исследований, посвященных различным аспектам микроспорогенеза. Очевидно, что причина этого в различиях применяемых цитологических методик: для исследования микроспорогенеза широко используются давленые препараты, тогда как стенка пыльника исследуется на микротомных срезах, приготовление которых значительно более трудоемко.

В данной работе продемонстрирована принципиальная возможность оценки цитологических особенностей клеток тапетума на временных давленых препаратах пыльников фертильных растений и различных мутантов с мужской стерильностью.

Материал и методика

Представленные в работе данные получены в ходе исследования процессов формирования пыльцы у ряда линий *Sorghum bicolor* (L.) Moench (сорго) с различными типами генной и цитоплазматической мужской стерильности (ГМС и ЦМС) и их фертильных аналогов: АС-1 (Elkonin et al., 1995), АС-1-30-тетра (тетраплоидный аналог линии АС-1, Цветова и др., 1998), СК-723-Ms_{tc} (Tsvetova, Elkonin, 2003), Желтозерное-10-*ms-str* (Элькопин, 1999), [А4] и [М35] Пищевое-614 (Элькопин и др., 1997), а также растений из двух популяций апомиктичного вида *Pilosella officinarum* F. Schultz et Sch. Bip. (Кашин, 1999).

Соцветия фиксировали в ацетоалкоголе (1 : 3), промывали и хранили в 75%-м спирте. Окрашивали соцветия 2%-м ацетокармином с предварительным протравливанием в железо-аммонийных квасцах в течение 25 мин при температуре 45—50°.

Для приготовления давленых препаратов из пыльников сорго использовали смесь 45%-й уксусной кислоты и 70%-го хлоралгидрата (1 : 1), подкрашенную ацетокармином. Пыльники или целые цветки *P. officinarum* после окраски и тщательной промывки в воде помещали в смесь мацерирующих ферментов цитазу, а затем уже готовили давленый препарат аналогичным методом.

Результаты и обсуждение

В ходе исследования микроспорогенеза у различных линий было обнаружено, что на давленых препаратах, полученных из пыльников *Sorghum bicolor*, хорошо различимы клетки разных тканей, описанных ранее (Artschwager, McGuire, 1949; Татинцева, 1968) (табл. I, *1*, *2*). При этом на препаратах, приготовленных из пыльников, зафиксированных во время мейоза, количество клеток тапетума в поле зрения нередко превышает 90 %, что позволяет легко анализировать их особенности.

У всех исследованных линий сорго в начале профазы I клетки тапетума содержат одно ядро и имеют четкую четырехугольную, реже пятиугольную форму (табл. I, *4*). Уже на стадии лептотены в клетках тапетума происходят митозы без последующего цитокинеза, в результате чего они становятся 2-ядерными (табл. I, *5*). В ядрах этих клеток, содержащих 1—3 ядрышка, на всех этапах существования тапетума достаточно хорошо видны хромоцентры, число которых соответствует основному для данного растения набору хромосом, что было хорошо видно при сравнении линий АС-1 и АС-1-30-тетра.

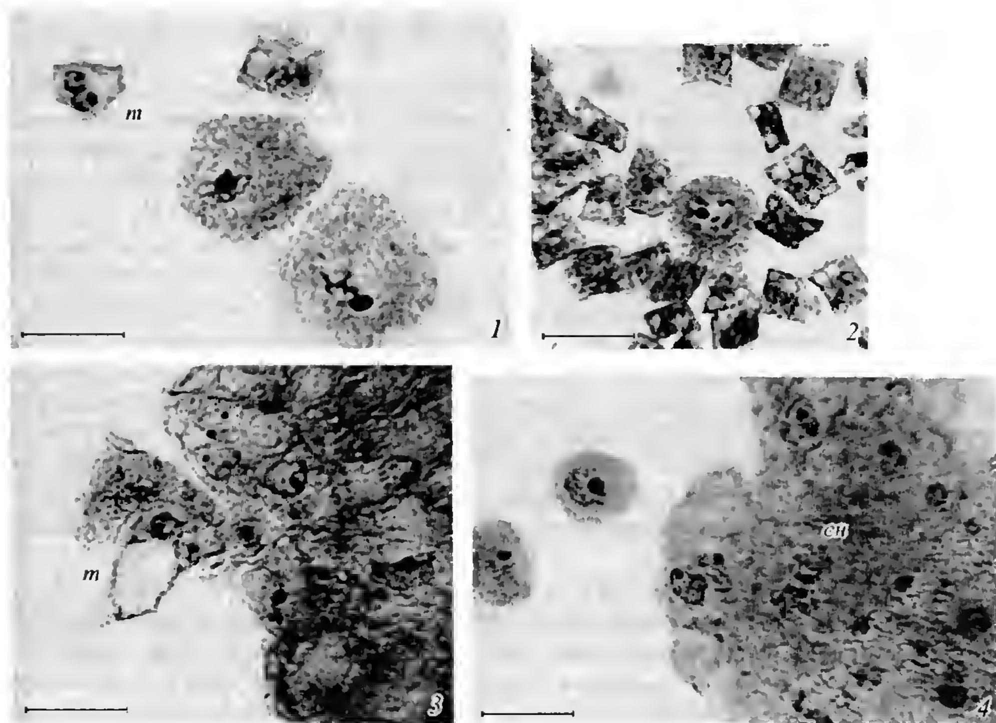
Вплоть до II деления мейоза на препаратах наблюдается большое количество отдельно лежащих тапетальных клеток, имеющих четко выраженную остроугольную форму (табл. I, *4—6*). Ко времени высвобождения микроспор из тетрад в пуле

клеток на препаратах увеличивается количество клеток с «округлившимися углами» (табл. I, *7*), которые часто бывают объединены в плохо мацерирующиеся кусочки ткани. В этих клетках слабо выражена или отсутствует вакуолизация. На последующих этапах развития отдельно лежащие клетки тапетума встречаются редко, и чаще всего они находятся в состоянии дегенерации, а на этапе вакуолизации микроспор при раздавливании пыльника клетки тапетума почти не попадают в препарат. Но с помощью препаровальных игл удается выделить кусочки этой ткани (табл. I, *8*).

Интересно отметить, что на разных этапах развития пыльника поверхность клеток тапетума можно охарактеризовать как волнистую или сморщенную (табл. I, *3*).

На временных препаратах удается измерять длину тапетальных клеток, которая у фертильных форм варьирует в довольно широких пределах: от 16.7 до 29.2 мкм на стадии профазы I микроспороцитов и от 21.0 до 33.4 мкм на стадии вакуолизированной микроспоры. У тетраплоидов, полученных на основе полустерильной линии АС-1, сохраняется обычная для полиплоидов закономерность: тапетальные клетки крупнее, чем у исходной диплоидной линии. Так, на стадии микроспор их длина лежала в пределах от 25.0 до 54.3 мкм.

В ходе цитологического исследования растений с мужской стерильностью на давленых препаратах наряду с различиями в ходе микроспоро- и микрогаметогенеза были обнаружены различия и в тапетальных клетках. Так, у ЦМС-линии [А4] Пищевое-614 уже в ранней профазе I в клетках тапетума обнаружены крупные вакуоли (см. рисунок, *1*). Также более сильная по сравнению с другими линиями



Аномалии в клетках тапетума у линий *Sorghum bicolor*, характеризующихся мужской стерильностью.

1, *2* — преждевременная вакуолизация в клетках тапетума у ЦМС-лииий Пищевого-614; *3* — вакуолизация клеток тапетума у мутанта Желтозерное-10-ms-str; *4* — синцитиальное образоваиие в тапетуме линии Желтозерное-10-ms-str. *сн* — еиицитий. Остальные обозиачеиия те же, что на табл. I и II. Масштабная лииейка — 50 мкм.

вакуолизация выявлена в диакинезе у ЦМС-линии [M35] Пищевое 614 (см. рисунок, *2*). У стерильных растений линии с ГМС СК-723-Ms_{tc} ко времени вакуолизации микроспор часть клеток тапетума была полностью разрушена, в других клетках содержались крупные вакуоли.

Разнообразные аномалии в тапетальной ткани пыльников выявлены у растений с мутациями мужской стерильности, индуцированными стрептомицином у сорта Желтозерное-10. На препаратах хорошо видны гипертрофия и сильнейшая вакуолизация части клеток тапетума (см. рисунок, *3*), в то время как другие клетки имеют сильно окрашенные невакуолизированные протопласты. В некоторых цветках отмечены преждевременная полная дегенерация клеток тапетума, а также синцитиальные образования (см. рисунок, *4*). У одного из мутантных растений часть клеток тапетума к концу мейоза достигала в длину 67.0 мкм. При этом цитологическая проверка подтвердила у этого растения обычный диплоидный набор хромосом.

Выявлен мутант, у которого на стадии высвободившихся из тетрад микроспор среди клеток тапетума было до 40 % клеток с одним крупным ядром.

Аномалии подобного типа характерны для некоторых мутаций мужской стерильности и были выявлены ранее у разных видов растений с использованием традиционного микротомного метода исследования. Так, сильная вакуолизация и гипертрофия клеток тапетума описаны у многих мутантов с ГМС (Dundas et al., 1981; Michalic, 1971; Sawhney, Bhadula S. K., 1988). У сорго эти явления отмечены у линий с ЦМС типа A1 (Симоненко, 1970; Brooks et al., 1966; Overman, Warmke, 1972). Отсутствие или задержка митоза в клетках тапетума, по-видимому, более редкая аномалия, которая была обнаружена у мутантов с ГМС ячменя (Mian et al., 1974) и кукурузы (Albersten, Phillips, 1981).

На давленых препаратах, приготовленных из мацерированных цветков *P. officinarum*, клетки тапетума также хорошо выявляются несмотря на обилие клеток других типов тканей (табл. II). Хорошо прослеживается реорганизация ядерного аппарата в клетках тапетума во время микроспорогенеза. Мейоцитам, находящимся в начале профазы I, соответствуют 2-ядерные клетки тапетума (табл. II, *1*, *2*). Уже к концу профазы I в препаратах присутствуют как 4-ядерные клетки тапетума (табл. II, *3*), так и клетки, в которых пары ядер слились и образовали 2 длинных, очевидно, полиплоидизировавшихся ядра (табл. II, *4*, *5*). На последующих этапах микроспорогенеза морфологические особенности клеток тапетума не изменяются, и в момент высвобождения микроспор из тетрад тапетальные клетки не отличаются от таковых в момент первого деления мейоза (табл. II, *4*, *6*). Лишь увеличиваются размеры клеток от 100.0—142 мкм при профазе I до 167.0—208.7 мкм в конце микроспорогенеза. В дальнейшем, когда тапетум приобретает характер периплазмодия, двойные удлиненные ядра сохраняются по крайней мере до времени формирования оболочки пыльцевого зерна при том, что оболочки клеток к этому времени лизируются.

Таким образом, с использованием давленых препаратов оказалось возможным получить характеристику тапетальных клеток у представителей покрытосеменных растений, характеризующихся секреторным (клеточным) типом тапетума (без реорганизации у *S. bicolor* и с реорганизацией в синцитий у *P. officinarum*). Несмотря на определенную ограниченность метода (давленые препараты не позволяют получить данные о взаиморасположении клеток тапетума и соприкасающихся с ним тканей), он позволяет достаточно легко охарактеризовать фенотипические особенности тапетума у генетически различающихся форм растений, что может быть базой электронно-микроскопических и молекулярногенетических исследований.

Благодарности

Авторы выражают благодарность А. С. Кашину (Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского) за иредоставленные фиксированные соцветия *Pilosella officinarum.*

Работа частично выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кашин А. С. Структура агамокомплексов в связи с проблемой сальтационного видообразования у покрытосемеиных // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 15—29.

Симоненко В. К. Действие факторов ЦМС на мейоз и микроспорогенез у сорго // Научн. тр. ВСГИ. Одесса, 1970. С. 201—206.

Татинцева С. С. Развитие мужских репродуктивных органов у фертильиых и стерильных форм сорго. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 19 с.

Цветова М. И., Эльконин Л. А., Ишин А. Г. Использование размера стерильных пыльцевых зерен при оценке полиплоидизации у линий сорго с мужской стерильностью // Докл. РАСХН. 1998. № 1. С. 10—11.

Эльконин Л. А. Модификация систем размножения растений на основе методов культуры *in vitro* (иа примере сорго): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 48 с.

Эльконин Л. А., Кожемякин В. В., Ишин А. Г. Использование новых ЦМС-индуцирующих цитоплазм для создания скороспелых линий сорго с мужской стерильностью // Докл. РАСХН. 1997. № 2. С. 7—9.

Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. 512 с.

Albersten M. C., Phillips R. L. Developmental cytology of 13 genetic male sterile loci in maize // Can. J. Genet. Cytol. 1981. Vol. 23. N 2. P. 195—208.

Artschwager E., McGuire R. C. Cytology of reproduction of *Sorghum vulgare* // J. Agr. Res. 1949. Vol. 78. N 12. P. 659—673.

Brooks M. H., Brooks J. S., Chien L. The anther tapetum in cytoplasmic-genetic male sterilc sorghum // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53. N 9. P. 902—908.

Dundas I. S., Saxena K. B., Byth D. E. Microsporogenesis and anther wall development in male-sterile and fertile lines of pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) // Euphytica. 1981. Vol. 30. N 2. P. 431—435.

Elkonin L. A., Enaleeva N. Kh., Tsvetova M. I. et al. Partially fertile line with apospory obtained from tissue culture of male sterile plant of *Sorghum* (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) // Ann. Bot. 1995. Vol. 76. N 3. P. 359—364.

Hernandez-Pinzon I., Ross J. H. E., Barnes K. A. et al. Composition and role of tapetum lipid bodies in the biogenesis of the pollen coat of *Brassica napus* // Planta. 1999. Vol. 208. N 4. P. 588—598.

Huang J. C., Chang J. C., Wang C. S. Characterization of a lily tapetal transcript that shares sequcnce similarity with a class of intranuclear parthenogenesis-related (IPR) proteins // Plant Mol. Biol. 1997. Vol. 34. P. 681—686.

Kaul M. L. H. Male sterility in higher plants. 2nd ed. Berlin; Heidelberg; New York, 1988. 992 p.

Laser K. D., Lersten N. R. Anatomy and cytology of microsporogenesis in cytoplasmic male sterile angiosperms // Bot. Rev. 1972. Vol. 38. N 3. P. 425—454.

Mian H. R., Kuspira J., Walker G. W. R., Muntjewerff N. Histological and cytochemical studies on five genetic male-sterile lines of barley (*Hordeum vulgare*) // Canad. J. Genet. Cytol. 1974. Vol. 16. N 2. P. 355—379.

Michalik B. Badania cytologiczne nad przebiegiem microsporogenezy u meskoja owych i meskop odnych roslin marchwi jadalnej (*Daucus carota* L.) // Hodowla Roslin, aklimatizacja l nasiennictwo. 1971. T. 15. N 5. C. 492—498.

Overman M. A., Warmke H. E. Cytoplasmic male sterility in *Sorghum.* II. Tapetal behavior in fertile and sterile anthers // J. Hered. 1972. Vol. 63. P. 227—234.

Pifanelly P., Murthy D. J. Novel organelles and targeting mechanisms in the anther tapetum // Trends in Plant Sci. 1998. Vol. 3. N 7. P. 250—252.

Ruiter R. K., VanEldik G. J., VanHerpen R. M. A. et al. Characterization of oleosins in the pollen coat of *Brassica oleraceae* // Plant Cell. 1997. Vol. 9. N 2. P. 1621—1631.

Sawhney V. K., Bhadula S. K. Microsporogenesis in the normal and malesterile stamenless-2 mutant of tomato (*Lycopersicon esculentum*) // Can. J. Bot. 1988. Vol. 66. N 10. P. 2013—2021.

Tsvetova M. I., Elkonin L. A. Cytological investigation of male sterility in sorghum caused by a dominant mutation (*Ms_{tc}*) derived from tissue culture // Sex. Plant. Reprod. 2003. Vol. 16. N 2. P. 43—49.

Wang A., Xia Q., Xie W. et al. Male gametophytc development in bread wheat (*Triticum aestivum* L.): molecular, cellular, and biochemical analyses of a sporophytic contribution to pollen wall ontogeny // Plant J. 2002. Vol. 30. P. 613—623.

Wang A., Xia Q., Xie W. et al. The classical Ubisch bodies carry a sporophytically produced structural protein (RAFTIN) that is essential for pollen development // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2003. Vol. 100. P. 14 487—14 492.

Yokoi S., Tsuchiya T., Toriyama K., Hinata K. Tapetum-specific expression of the *Osg6B* promoter-beta-glucuronidase gene in transgenic rice // Plant Cell Rep. 1997. Vol. 16. P. 363—367.

SUMMARY

The squashes prepared from the anthers at different microsporo- and microgametogenesis stages can be used for cytological investigation of tapetal cells. In sorghum (secretory type of tapetal tissue), distinctions in the cell size, nuclei number, vacuolization, etc. were clearly revealed in the lines with different types of genic and cytoplasmic male sterility. In *Pilosella officinarum* (ameboid type of tapetum), characteristics of tapetal cells were also easily revealed, even in the case of squashes prepared from macerated flowers that contained a great number of cells from other tissues. Thus, use of squash technique essentially shortens the time necessary for cytological investigation of tapetum.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 502 (049.32)

© В. И. Мельник

A. Humboldt. Ansichten der Natur, mit wissenshaftlichen Erläuterungen. Frankfurt am Main: Eichborn Verlag, 2004. 506 S. (*Гумбольдт А.* Картины природы. 2004. 506 с.) *A. Humboldt.* Ansichten der kordilleren und momumente der Eingeborenen völker americas. Frankfurt am Main: Eichborn Verlag, 2004. 449 S. (*Гумбольдт А.* Картины кордильер и памятники аборигенных народов америки. 2004. 449 с.)

V. I. MELNIK. *A. HUMBOLDT.* VIEWS OF NATURE. 2004. *A. HUMBOLDT.* VIEWS OF CORDILLERAS AND THE MONUMENTS OF NATIVE INHABITANTS OF AMERICA. 2004

Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
01014 Киев, Украина, ул. Тимирязевская, 1
Поступила 14.07.2005

Выдающийся немецкий географ и натуралист Александр фон Гумбольдт (1769—1859) занимает особое место в истории естествознания как основоположник физической географии, сравнительной климатологии и географии растений. Он установил законы распределения растительности в зависимости от климатических условий, закономерности широтной и высотной дифференциации растительного покрова, разработал первую классификацию жизненных форм растений. Гумбольдт увязал биогеографию не только с пространством, но и со временем, установив ее тесные связи с геологической историей и палеонтологией.

Все эти идеи Гумбольдта нашли свое отражение в его первом ботанико-географическом произведении «Идеи о физиономичности растений» — «Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse», которое было опубликовано в 1906 г. в Берлине, а затем включено в его книгу «Картины природы» — «Ansichten der Natur », 1-е издание которой увидело свет в 1808 г. Среди 636 научных трудов Александра Гумбольдта, включая 30-томное описание путешествия в Южную Америку и 4-томный «Космос. Опыт физического мироописания», «Картины природы» занимают особое место. Это книга географической лирики. В ней представлены величественные картины природы в океане, в тропических лесах на берегах Ориноко, в степях Венесуэлы, в Андах Перу и Кордильерах Мексики. Словесные описания дополнены великолепными иллюстрациями, выполненными по эскизам Гумбольдта. Очерк «Идеи о физиономичности растений» — наиболее научный в этой научно-художественной книге. Благодаря научно-популярному стилю изложения, фитогеографические идеи Александра Гумбольдта стали достоянием широких слоев просвещенной части общества.

Книга была переведена на многие европейские языки. Известно несколько изданий и на русском языке. Последнее русскоязычное издание книги было осуществлено в 1959 г. Эта превосходно изданная книга давно уже стала библиографической редкостью. И вот теперь новое издание «Ansichten der Natur» на языке оригинала с великолепными цветными иллюстрациями стало достоянием географов, ботаников, историков науки. Невзирая на почти 200-летний период, прошедший со времени первой публикации книги, она оставалась современной в трактовке фитогеографических явлений с экологической и исторической точек зрения. Содержащиеся в ней идеи и факты обладают мощным потенциалом воспитательного и эстетического воздействия на читателя. Многие годы занимаясь изучением научного наследия Александра Гумбольдта, не могу не выразить своего личного восхищения выходом в свет нового издания «Ansichten der Natur».

Интересно отметить, что некоторые очерки из «Ansichten der Natur» одновременно являются главами другой знаменитой книги Гумбольдта «Ansichten der Kordilieren», которая также переиздана в Германии в 2004 г. Эта объемная книга была впервые опубликована в 1810 г. в Париже под названием «Vues de Cordilléres et monuments des peoples indigene de l'Amerique». Она входила в 30-томную серию знаменитого описания результатов южерамериканского путешествия Александра Гумбольдта. Перевод книги на немецкий язык — свидетельство глубокого уважения немцев к своему великому соотечественнику. Описание в одном томе величественной природы Кордильер и памятников архитектуры и изобразительного искусства народов Центральной и Южной Америки воссоздает образ латиноамериканских стран. В описаниях природы и в иллюстрациях книги достаточно внимания уделено неотъемлемому элементу ландшафтов — растениям. Однако ботаническая часть далеко не основная в этой книге. Исключением является небольшая заключительная глава, посвященная драконовому дереву *Dracaena draco* с о-ва Тенерпфе. Во время остановки на Канарских островах по пути в Южную Америку Александр Гумбольдт был поражен величием этого древнего дерева. Он отметил, что это дерево древнее многих памятников старины, и назвал его памятником природы, указав на необходимость его охраны. Отсюда исходит сама идея охраны природы, основателем которой был Александр Гумбольдт.

Впрочем, ботанической является не только заключительная глава книги, но и ее суперобложка, которую украшает репродукция картины Ф. Г. Вейтша «Гумбольдт в Венесуэле». Художник запечатлел ученого в момент гербаризации. Таким образом, в книге содержится хотя и небольшая, но важная часть научного ботанического наеледия Александра Гумбольдта, и это позволяет надеяться на то, что она станет украшением многих ботанических библиотек.

Благодарности

Выражаю признательность книгоиздателям Swen и Per Koeltz (Königstein, Germany) за присланные экземпляры книг Александра Гумбольдта «Ansichten der Kordilleren und Monumente der eingeborenen Völker Amerikas».

УДК 019.941 : 002.01 : 58 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 6

© О. А. Семихатова

К. В. МАНОЙЛЕНКО. ИВАН ПАРФЕНЬЕВИЧ БОРОДИН (1847—1930). М.: НАУКА, 2005. 274 С.

O. A. SEMIKHATOVA.
K. V. MANOILENKO. IVAN PARFENIEVICH BORODIN (1847—1930). MOSCOW: NAUKA, 2005. 274 P.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 22.12.2005

Рекомендую прочитать эту книгу всем интересующимся историей естествознания. Во-первых, книга чрезвычайно информативна. Она содержит данные об очень многих ученых — основоположниках естествознания в России в конце XVIII—начале XX вв. Автор книги — Ксения Викторовна Манойленко (далее К. В.) — знаток истории ботаники тех лет. Упоминая имена ученых, она не только всегда приводит годы их жизни, но и краткое (1—2 фразы) указание того, с чем связано это имя — основное научное достижение упоминаемого. Книга снабжена указанием страниц, на которых это написано, что дает возможность проследить деятельность не только И. П. Бородина, но и ряда других выдающихся биологов.

Во-вторых, при описании жизни Бородина, его контактов и связей с другими учеными К. В. удается передать дух той эпохи. Это делает отдельные страницы книги увлекательным и в то же время поучительным чтением. Автор ограничивается лишь несколькими словами о наиболее ярких «приметах» времени. Но эпоху отражают люди — их принципы, взаимоотношения, жизненные цели, описанные в книге. Благодаря этому яено различаются отдельные периоды жизни Бородина и до и после общих перемен, связанных с революцией.

В-третьих, это наиболее полное, разностороннее описание жизненного пути Бородина, его научной и организационной деятельности. Ученый широкого профиля, он посвящал свои силы и научные поиски разным разделам ботаники. Поэтому в представлении, например, современных физиологов его научные заслуги ярко выступают лишь в 1870—1880-х годах, а затем, когда он изменяет профиль своих изысканий, его фигура как бы уходит в тень. В то же время анатомы могут недооценивать значение И. П. Бородина, не зная его классические работы по физиологии. А книга К. В. позволяет увидеть в целом и оценить Бородина как человека и ученого, педагога и организатора науки.

Есть и еще одна черта разбираемой книги, позволяющая рекомендовать ее широкому кругу читателей. Приведенные автором описания организационной деятельности Бородина дают представление о сети ботанических исследований и объеме мероприятий по охране природы в разные периоды истории России.

Все вышесказанное уже дает высокую оценку содержания книги. Разберем форму, в которую заключено это содержание.

После традиционной главы о семье, детстве и учебе следуют 2 крупных раздела, посвященные соответствующим периодам жизнедеятельности Бородина: «Лесной период» (1869—1904 гг.) — работа в Земледельческом институте в Лесном и «Академический период». Каждый раздел имеет подразделения, посвященные отдельным сторонам его активности. Таким образом, материал, собранный автором из колоссального количества опубликованных и архивных источников, более или менее строго систематизирован и разделен. Это облегчает читателю в большой книжке

найти интересующие его данные, но вместе с тем приводит и к неизбежным повторениям.

В разделе «Лесной период» описано, как творчески и многообразно Бородин развернул свою педагогическую работу (организация кабинета, библиотеки, гербария, экскурсий на природу и др.). Тут же приводятся его заслуги как исследователя — физиолога растений, затем анатома и параллельно систематика. Упомянуты все научные достижения, включая основополагающие работы по дыханию растений. Дана оценка этих достижений современниками и последователями. Со своей стороны не могу не отметить, что Бородин заложил основу двух главных направлений дальнейшей разработки проблемы дыхания растений — связь дыхания с ростом и механизм использования в дыхании углеводов.

В этой же части книги несколько страниц уделено тому времени, когда высказывания Бородина против примитивно-материалистических представлений ученых своего времени были поняты как хвала витализму, к которому якобы Бородин примкнул. Резкие высказывания К. А. Тимирязева против Бородина и его попыток предостеречь ученых от «необузданного своеволия натурфилософии» (стр. 93) прямо обвиняли его в витализме. Не читая того, что вызвало такую критику, мы не можем вынести свое суждение, но убеждения ученого всегда видны в его исследованиях — их постановке и анализе данных. Именно это К. В. взяла на вооружение в своей защите Бородина. Рассмотрев ряд его предыдущих и последующих статей и выступлений, в основном прослеживая его отношение к учению Дарвина, К. В. приходит к выводу о том, что все слагаемые его научных направлений способствовали созданию фундамента эволюционной анатомии и физиологии растений (стр. 96).

Отмечу, что читателям остается неясна реакция самого Бородина на критику. К. В. приводит несколько примеров того, как Бородин уверенно и жестко отстаивал выводы своих экспериментальных работ, когда они противоречили общепринятым. Но, как пишет К. В., тема Тимирязев—Бородин еще не стала предметом специального рассмотрения (стр. 93). По-видимому, поэтому остается неизвестным, отвечал ли Бородин на обвинения его в витализме или, перешагнув через личностное, полностью отдался дальнейшей разработке и решению насущных общенаучных проблем.

В разделе «Лесной период» есть страницы, на которых тепло рассказано о семье Бородина (подробнее — в приложении), его дочерях и супруге. Психологически интересен (позже описанный) момент, как пересечение семейной необходимости и личные особенности Бородина — увлеченного естествоиспытателя — привело к организации им Бологовской станции, на которой работали и студенты, и многие в дальнейшем ставшие известными биологи. В общем вся эта часть книги на строго фактическом материале показывает путь развития ученого от только что окончившего университет студента до признанного авторитета.

Следующая часть — «Академический период» (1902—1930 гг.) — это почти половина книги, посвященная в основном научно-организационной деятельности Бородина. С первых страниц этой части начинается увлекательное описание того, как он включился в работу своего нового «детища» — Ботанического музея. Активизируя работу музея, он поднимал его авторитет и научную значимость. Энергично включившись в подготовку к созданию флоры Сибири, разыскивал ботаников — профессионалов и любителей — собиравших гербарий в различных точках России, устанавливал их связи с музеем, помогал им в работе. Живой интерес вызывают также страницы, посвященные бурным событиям 1905 г. Документально показано, как эти события затрагивали Академию наук и лично Бородина,

высвечивая такие черты характера этого добросердечного мягкого человека, как верность своим убеждениям, смелость поступков и гордость именем Ученого.

С годами расширялся круг вопросов, в решении которых Бородин играл ведущую роль. Он участвовал в различных комиссиях, нередко председательствуя в них, ездил на съезды и международные конгрессы ботаников, организовывал Ботаническое общество; его избирали и переизбирали на ответственные должности в Академии наук. Увеличивалось и количество документов, об этом свидетельствующих. Чтобы их найти, разобрать, классифицировать и представить, требовался колоссальный труд автора книги.

Особенно много внимания К. В. уделила природоохранной деятельности Бородина. Посвященный этому раздел книги хорошо освещает историю развития проблемы охраны природы, это, несомненно, ценно, особенно для специалистов. Тем более, что К. В. стремилась прослеживать, как в течение времени, по годам, осуществлялись намеченные программы и выполнялись различные рекомендации Бородина. Однако при этом в тексте неизбежны сдвиги по времени и повторы, что значительно затрудняет чтение. Кроме того, обилие данных об организаторской деятельности Бородина вуалирует его исследовательскую работу.

Революции 1917 г. посвящен специальный раздел под названием «Надежды и отчаяние». Сохраняя принятый принцип документальности изложения, К. В. строит описание реакции Бородина на происходящие события на выдержках из его писем дочери (в Париж). Содержание этих писем утверждает правильность названия раздела.

Далее следует раздел, посвященный периоду от 1918 до 1930 г. Здесь цитируются и письма Бородина к дочери, и адресованные ему послания из Академии наук, и от друзей, учеников. Ясно выступает сила воли Бородина, не терявшего оптимизма и активности, несмотря на трудности быта, потери друзей и болезни. Уместно и справедливо утверждение К. В., что изучение жизни и деятельности Бородина вызывает восхищение масштабом его личности.

Мне остается выполнить формальные требования к рецензенту и указать недостатки книги. Как практически в любом большом произведении, в ней есть и неудачные слова и досадные фразы-штампы, есть и опечатки. Явный недостаток — отсутствие в таблице «Основные даты жизни Бородина» сведений о сроках (датах) его официальных работ в разных учреждениях, даже упоминаемых в тексте книги. Тем не менее закончить рецензию я могу только повторив сделанную в начале рекомендацию широкому кругу биологов, особенно молодежи, обязательно прочесть эту книгу.

ХРОНИКА

УДК 528.572.2 : 581.9 (470.23)

© Е. А. Глазкова

РОССИЙСКО-АМЕРИКАНСКАЯ БОТАНИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ПРИОРИТЕТНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РОССИЙСКО-АМЕРИКАНСКОГО СОТРУДНИЧЕСТВА В XXI ВЕКЕ» (США, ПЕНСИЛЬВАНИЯ, г. ЧЕЙМБЕРСБУРГ, 19—23 СЕНТЯБРЯ 2005 г.; МИННЕСОТА, г. ЧАСКА, 24—27 СЕНТЯБРЯ 2005 г.)

E. A. GLAZKOVA. RUSSIAN-U. S. BOTANICAL CONFERENCE «NEW ROOTS FOR THE XXI CENTURY» (USA, PENNSYLVANIA, CHAMBERSBURG, SEPTEMBER 19—23, 2005; MINNESOTA, CHASKA, SEPTEMBER 24—27, 2005)

Ботанический институт РАН им. В. Л. Комарова
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: eglazkova@hotmail.com
Поступила 09.11.2005

Сообщается о состоявшейся в США в сентябре 2005 г. Россннско-американской ботанической конференции, целью которой было подведение итогов 30-летнего сотрудничества между российскими и американскими ученымн и обсуждение приоритетных направлений дальнейшей совместной деятельности.

Ключевые слова: США, международное сотрудничество, ботаническая конференция.

Российско-американская ботаническая конференция «Приоритетные направления российско-американского сотрудничества в XXI веке» проходила с 19 по 23 сентября 2005 г. в г. Чеймберсбурге (штат Пенсильвания, США). Целью конференции было подвести итоги 30-летнего сотрудничества между российскими и американскими учеными в рамках темы «Сохранение редких и исчезающих видов растений и сравнительные исследования евразийской и североамериканской флоры», а также определить приоритетные направления для дальнейшей совместной деятельности на ближайшие 5 лет. Еще одна важная задача, которую ставили перед собой организаторы конференции, — вовлечение в программу российско-американского сотрудничества молодых ботаников. Именно с этой целью для участия в конференции наряду со многими маститыми учеными США и России, уже на протяжении более 30 лет участвовавших в совместных российско-американских проектах, были приглашены и молодые специалисты из разных регионов России и Соединенных Штатов Америки.

Местом проведения конференции был Уилсон Колледж, расположенный в небольшом живописном городке штата Пенсильвания — Чеймберсбурге. Конференция проходила при финансовой поддержке Службы управления ресурсами рыбы, диких животных и растений США (U. S. Fish and Wildlife Service (FWS), Arlington) и Национального арборетума США (US National Arboretum, Washington).

Программа конференции была очень насыщенной. Работа конференции проходила по 6 следующим секциям:

I. Ботаническая наука,

II. Международные соглашения и сотрудничество,

III. Сохранение биологического разнообразия и источники угрозы для растений,

IV. Арктическая/Северная флора,

V. Обучение и организация просветительской деятельности,

VI. Содействие устойчивому использованию растений.

Заседания проходили параллельно по 2 секциям, поэтому каждый участник конференции по своему выбору мог принять участие в работе 3 из 6 секций. Секционные заседания были организованы в форме круглых столов. На каждой секции сначала были заслушаны 2—3 вступительных доклада, целью которых было определить основные задачи каждой секции. В дальнейшем проходило обсуждение представленных докладов, переходящее в общую дискуссию, целью которой было рассмотреть широкий круг вопросов по заявленной тематике.

В конференции приняли участие 36 российских и 40 американских ученых (рис. 1). Российскую делегацию возглавлял академик Российской академии наук, председатель Совета ботанических садов России профессор **Л. Н. Андреев.** В составе российской делегации были главным образом представители Ботанических садов России (25 участников), 3 представителя заповедников России и 8 сотрудников научно-исследовательских институтов.

Американскую делегацию возглавил директор Национального арборетума США, доктор **Thomas Elias**. В составе делегации были ученые из арборетумов (18 человек), сотрудники Службы управления ресурсами рыбы, диких животных и растений США (12 участников), а также представителей Лесной службы США и университетов.

Вступительные пленарные презентации на тему «Итоги и перспективы росейско-американского сотрудничества в области ботаники: 1975—2010 гг.» сделали профессор **Л. Н. Андреев** (г. Москва, ГБС) и доктор **T. Elias** (г. Вашингтон, Национальный арборетум США) (рис. 2). Рабочий формат конференции предстаaил директор Отдела сотрудничества с Россией и странами Восточной Азии Департамента международного сотрудничества США **Steven Kohl** (Арлингтон, Отдел управления ресурсами рыбы, диких животных и растений США).

Со вступительными докладами, определяющими задачи секции I (Ботаническая наука), выступили **А. А. Прохоров** (Петрозаводск, Ботанический сад Петрозаводского государственного университета), **D. Spooner** (США, Университет Висконсин-Мэдисон) и **Е. А. Глазкова** (С.-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН).

В своем докладе **А. А. Прохоров** рассказал об осуществляемой информационно-технической поддержке деятельности ботанических садов, а именно о созданной на базе Петрозаводского университета программе регистрации ботанических коллекций «Калипсо» и информационно-поисковой системе по коллекциям ботанических садов России и сопредельных государств (http://garden.karelia.ru), позволяющей осуществлять анализ работ по сохранению генетических ресурсов растений. В завершении своего доклада **А. А. Прохоров** выступил с предложением создать аналогичную информационно-поисковую систему в США.

Доклад **D. Spooner** был посвящен таксономии картофеля и томатов, использованию молекулярных методов в исследованиях. Докладчик рассказал также об экспедициях за дикорастущим картофелем в Центральную Мексику.



Рис. 1. Участники Российско-американской ботанической конференции «New roots for the XXI century», США, Пенсильвания, г. Чеймберсбург, сентябрь 2005 г.



Рис. 2. Выступление директора Национального арборетума США Thomas Elias на пленарном заседании.

Фото Е. А. Глазковой.

Презентация **Е. А. Глазковой** была посвящена флористическим исследованиям в России на примере ее собственных многолетних исследований на островах Балтийского моря. В докладе были освещены вопросы методики проведения полевых ботанических исследований в России с использованием системы глобального позиционирования (GPS), спутниковых изображений, а также географических информационных систем (GIS) для анализа и хранения полученных в ходе исследований данных. **Е. А. Глазковой** были рассмотрены основные факторы, определяющие видовое богатство и специфику островных флор Балтики, большое внимание было уделено также природоохранному аспекту изучения флоры.

В целом на заседании секции «Ботаническая наука» был поднят очень широкий круг вопросов. Приведем лишь краткий перечень основных вопросов, рассмотренных в ходе работы секции: методы сохранения in situ и ex situ, полевые исследования и экспедиции по сбору растений, редкие и исчезающие виды растений, управление фондом зародышевой плазмы и его сохранение, системы глобального позиционирования (GPS), географические информационные системы (GIS), информационные технологии.

Итоги работы секции были подведены **Е. В. Банаевым** (Новосибирск, Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН) и **B. Rittenhouse** (Сент-Луис, Миссури, Центр охраны растений). Они представили резолюцию работы секции, в которой были сформулированы следующие основные направления дальнейшего российско-американского сотрудничества: изучение систематики, филогении и географии спорных (сложных в систематическом плане) таксонов, общих для Азиатской России и Северной Америки; проведение сравнительных флористических и геоботанических исследований; сотрудничество в области интродукции; взаимодействие в области создания единой базы данных по коллекционным фондам ботанических садов России и США.

Параллельно с работой секции I (Ботаническая наука) проходило заседание секции II (Международные соглашения и сотрудничество), на котором обсуждались

следующие темы: выполнение Международной программы ботанических садов по охране растений; выполнение глобальной стратегии для сохранения растений; СИТЕС (торговля растениями и выполнение законодательства); правила импорта и экспорта растений; конвенция ООН о биологическом разнообразии; Рамсарская конвенция ООН; система спасения растений.

Со вступительными докладами, определяющими основную тематику секции, выступили: директор научного отдела Службы управления ресурсами рыбы, диких животных и растений США **R. Gable** (Арлингтон, FWS), председатель Российского отделения Международного совета ботанических садов по охране растений **И. А. Смирнов** (Москва, BGCI) и директор Национального ботанического сада Ирландии **P. Wyse-Jackson** (Дублин). Представители Российского отделения Международного совета ботанических садов ио охране растений (BGCI) **И. А. Смирнов** и **Н. С. Мергелов** в своей презентации рассказали о выполнении международных стратегий и программ по сохранению растений в ботанических садах России.

Итоги работы секции были представлены **A. Whittemore** (Вашингтон, Национальный арборетум США) и **Т. Г. Харькииой** (Петразоводск, Северо-Европейский открытый университет ПетрГУ). Было принято решение работать совместно над внедрением и выполнением международных курсов и документов по охране растений, таких как глобальная стратегия по охране растений и Международная программа ботанических садов по охране растений.

Самая многочисленная аудитория была представлена на заседании секции III (Сохранение биологического разнообразия и источники угрозы для растений), что объяеняется очень широким кругом вопросов, которые были раесмотрены в ходе работы секции, а имеино: роль особо охраняемых природных территорий (заповедников, национальных парков, рефугиумов) в сохранении флоры; сохранение вне охраняемых территорий; болезни растений; чужеродные виды; незаконный сбор растений; роль пожаров.

Вступительные доклады, определяющие дальнейшую дискуссию, сделали профессор **С. А. Мамаев** (Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН), **P. Drobney** (Прери Сити, Национальный заповедник им. Нила Смита) и профессор **В. П. Седельников** (Новосибирск, Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН).

В. П. Седельников рассказал об организации особо охраняемых территорий в Сибири и издании Красных книг. Доклад **С. А. Мамаева** был посвящен системам сохранения биоразнообразия на Урале, в частности деятельности запеведников, национальных и природных парков. **P. Drobney** рассказала об угрозе исчезновения прерий в Америке и о деятельности, направленной на восстановление нарушенных прерий и сохранение существующих участков прерий в Айове.

Большой интерес был проявлен к проблеме инвазионных видов. С сооообщением иа эту тему выступила **Ю. К. Виноградова** (Москва, ГБС), предложившая объединить усилия российских и американских ботаников для изучения инвазионных видов растений России и Северной Америки и разработки методов борьбы с нимн.

Итоги работы секции подвели **M. Widrlechner** (Эмес, Айова, Государственный университет Айовы) и **М. В. Арбузова** (Белгород, Государственный природный заповедник «Белогорье»). В представленной ими резолюции работы секции были определены следующие приоритетные направления двустороннего сотрудничества: выявление сообществ, нуждающихся в первоочередной охране, и разработка критериев выявления таких сообществ; проведение совместных сравнительных исследований для разработки мер сохранения и восстановления степей, старовозрастных дубрав, сообществ меловых отложений и приморских сообществ; составление

кадастра инвазионных видов России и Северной Америки, изучение различных аспектов их биологии и экологии, включая генетические исследования и разработку методов контроля над популяциями инвазионных видов; изучение и отбор декоративных видов растений, устойчивых в городских условиях и не дающих угрозы инвазивности.

Параллельно с секцией III осуществлялась работа секции IV (Арктическая/Северная флора). В работе этой секции приняли участие 12 ботаников, однако вопросы, рассматриваемые на заседании, а именно Арктико-берингийское сотрудничество в рамках Рабочей группы Арктического совета по сохранению арктической флоры и фауны (CAFF); составление циркумполярной карты арктической флоры; российско-американское сотрудничество (новые направления сотрудничества в XXI в.), вызвали бурную дискуссию.

Вступительные презентации на заседании секции сделали координатор программы CAFF доктор **S. Talbot** (Анкоридж, Аляска, Отдел заповедников, FWS) и академик **И. Ю. Коропачинский** (Новосибирск, ЦСБС СО РАН), обозначившие основные вопросы для дальнейшей дискуссии. В своем докладе **И. Ю. Коропачинский** указал на общность флоры России и Северной Америки и на существование множества общих видов сосудистых растений, которые, однако, нередко фигурируют во «Флорах» России и Северной Америки под разными названиями.

Презентация **S. Talbot** была посвящена итогам и перспективам российско-американского сотрудничества в области изучения и сохранения арктической флоры. Итоги работы секции были подведены **J. Lyman** (Биллингс, Монтана, Колледж Скалистых гор) и **К. С. Байковым** (Новосибирск, ЦСБС СО РАН). Они представили резолюцию работы секции, в ходе которой были сформулированы следующие основные направления дальнейшего сотрудничества: проведение совместных российско-американских ботанических и этноботанических исследований в Берингии и публикация результатов этих исследований на русском и английском языках; подготовка аннотированного списка видов растений панарктической флоры, включающего данные по систематике, таксономии и географии видов; проведение сравнительного таксономического и флорогенетического анализа арктической флоры; выделение ключевых ботанических территорий и проведение картирования растительности этих территорий; создание веб-сайта для обмена информацией между российскими и американскими участниками проекта; сбор растений для коллекций ботанических садов России и США; организация Российско-американской Службы по культивированию растений в ботанических садах и арборетумах США и России. Было решено также представить предложенные для российско-американского сотрудничества проекты в области ботаники на Рабочем совещании CAFF, которое состоится в июне 2006 г. в г. Киттиля (Финляндия).

На секции V были рассмотрены вопросы обучения и организации просветительской деятельности среди населения. Заседание секции открыл директор Ландшафтного арборетума Университета Миннесоты профессор **P. Olin** (Сент-Пол, Миннесота, Университет Миннесоты). Его презентация была посвящена образовательным программам, которые были разработаны и широко используются при работе с посетителями арборетума Миннесоты. В свою очередь, координатор эколого-просветительской программы, заместитель председателя комиссии по экологическому просвещению Совета ботанических садов России РАН **А. Е. Андреева** (Москва, Ботанический сад МГУ) рассказала об образовательных программах для детей и просветительской деятельности среди населения, которая осуществляется на базе Ботанического сада МГУ. Интересный доклад о просветительской и

образовательной деятельности Тверского ботанического сада сделал его директор **Ю. В. Наумцев** (Тверь, Ботанический сад Гос. ун-та г. Твери). Оригинальные образовательные программы, разработанные коллективом молодых сотрудников Тверского ботанического сада, а также успешный опыт работы с посетителями сада средствами массовой информации и администрацией города вызвали живой интерес со стороны российских и американских специалистов в области образования и просветительской деятельности среди населения.

Итоги работы секции были подведены директором Ботанического сада БИН РАН **Ю. С. Смирновым** (С.-Петербург, Ботанический сад БИН РАН) и профессором **M. Barkworth** (Логан, Юта, Государственный университет Юты). Ими была представлена резолюция работы секции, согласно которой было принято решеиие поддерживать новые и совершенствовать существующие образовательные программы, а также программы по работе с общественностью; организовать совместные семинары и конференции для специалистов в целях повышения осведомленности населения, просвещения и понимания значимости биологического разнообразия.

В ходе работы секции VI «Содействие устойчивому использованию растений», заседания которой проходили параллельно с секцией V, были рассмотрены следующие основные вопросы: использование растений в медицине; правила для коммерческих фирм-поставщиков декоративных растений; воздействие антропогенных факторов стресса на растения; побочная продукция леса; создание «зеленых зон» в городах.

Со вступительными докладами на секции выступили: заведующий Ботаническим садом Всероссийского научно-исследовательского института лекарственных и ароматических растений **А. Н. Цицилин** (Москва, ВИЛАР) и куратор коллекций Чикагского ботанического сада **G. Gates** (Гленкое, Иллинойс, Ботанический сад Чикаго).

Доклад **А. Н. Цицилина** был посвящен анализу современного состояния использования лекарственных растений в медицине и побочной продукции леса. Было рассмотрено состояние выращивания культивируемых и заготовок дикорастущих лекарственных растений по регионам Российской Федерации во временной динамике; приведены объемы заготовок по видам растений и регионам России и по организациям, занимающихся заготовками и закупками дикорастущих лекарственных растений и другой побочной продукции леса; приведены причины нерационального слабого освоения недревесных ресурсов в России.

В докладе **G. Gates** были рассмотрены следующие основные вопросы: сбор семян для ботанических учреждений и международных семеноводческих компаний; экологические туры; издательская деятельность; программа интродукции растений. На примере Чикагского ботанического сада **G. Gates** рассказал также о способах улучшения финансового положения ботанических садов.

Итоги работы секции представили **Ю. Н. Горбунов** (Москва, ГБС РАН) и **D. Atha** (Нью-Йорк, Нью-Йоркский ботанический сад). На основе анализа выступлений американских и российских специалистов в ходе заседания секции были определены следующие перспективные для сотрудничества направления: исследования в области использования лекарственных растений (поиск и изучение новых лекарственных растений; проведение сравнительного этнографического изучения опыта народной медицины Северной Америки и России; обмен информацией об имеющихся фитохимических и фармакологических данных, обмен образцами для исследования); изучение ресурсов полезных растений (обмен, экспериментальная оценка и оптимизация разработанных в России и США методик по оценке и рациональному использованию ресурсов полезных растений; проведение совместных

исследований по определению запасов полезных растений и оптимизации эксплуатации природных запасов, в том числе создание баз данных и ресурсное картографирование); введение в культуру редких и исчезающих видов полезных растений; сравнение экономического потенциала флор Дальнего Востока и Северной Америки; обмен опытом и совместные исследования в области подбора ассортимента растений для озеленения населенных пунктов.

После завершения работы секций были представлены презентации о деятельности ботанических садов России. С докладами выступили директор Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН **В. П. Седельников** (Новосибирск), директор Полярно-Альпийского ботанического сада **В. К. Жиров** (Мурманск) и директор Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН **З. Х. Шигапов** (Уфа).

Следует отметить высокую активность всех участников конференции. Оживленные дискуссии между участниками конференции проходили не только во время секционных заседаний, но и в «кулуарах» и во время торжественных приемов. В качестве приглашенных докладчиков на этих приемах выступили директор Национального Ботанического сада Ирландии **P. Wyse-Jackson** (Дублин) и академик **П. Г. Горовой** (Владивосток, Тихоокеанский институт биоорганической химии Дальневосточного отделения РАН).

На заключительном пленарном заседании с завершающими докладами на тему «Приоритеты двустороннего сотрудничества» выступили руководители российской и американской делегаций **Л. Н. Андреев** и **T. Elias,** а также директор Службы управления ресурсами рыбы, диких животных и растений США (FWS) **H. Raffaele** (Арлингтон). В результате дискуссии в открытом форуме была принята общая резолюция конференции, согласно которой участники конференции обязались содействовать реализации предложенных в ходе работы секций совместных проектов. Было внесено также предложение о создании рабочих групп с целью осуществления дальнейшей совместной деятельности.

В рамках работы конференции была организована полевая экскурсия в государственный природный парк штата Пенсильвания «Каледония», где участники конференции могли ознакомиться с ботаническими достопримечательностями парка.

После завершения конференции российская делегация отправилась в г. Вашингтон по приглашению директора Национального арборетума США **T. Elias,** который организовал прием и ознакомительную экскурсию по Национальному Арборетуму. Российским ботаникам была предоставлена возможность ознакомиться с уникальной коллекцией бонсай в Национальном Арборетуме США (рис. 3). Возраст многих деревьев, представленных в экспозиции, свыше 200 лет. А самому старому дереву в Музее бонсай — японской белой сосне (*Pinus parviflora*) — около 500 лет! Коллекция бонсай, одна из крупнейших в США и Европе, заслуженно являющаяся гордостью Национального арборетума США, вызвала искреннее восхищение участников конференции.

Дальнейший путь российской делегации лежал на северо-запад США — в штат Миннесота, в небольшой город Часка, расположенный всего в нескольких километрах от г. Миннеаполиса. Целью этой поездки было посещение Ландшафтного арборетума штата Миннесота по приглашению директора арборетума профессора **P. Olin.** Сотрудники арборетума во главе с **P. Olin** тщательно продумали трехдневную программу пребывания российских ботаников в Миннесоте, сделав ее насыщенной и интересной. Были организованы экскурсии по Ландшафтному арборетуму (рис. 4) для ознакомления с садовыми экспозициями и коллекциями, в которых



Рис. 3. Национальный арборетум США, Музей бонсая (г. Вашингтон).
Фото Е. А. Глазковой.

представлены свыше 5000 таксонов; в Центр научных исследований по садоводству; в Образовательный центр для знакомства с образовательными программами арборетума; а также в Андерсен Библиотеку по садоводству, где **P. Olin** показал российской делегации хранящиеся здесь уникальные книги по ботанике, датированные XV—XVII вв. (рис. 5). Была организована также экскурсия на восстановленное водно-болотное угодье («Луг квакши», площадь 54 га). Во время этой экскурсии российские ботаники познакомились с естественными видами североамериканской флоры, произрастающими на участке восстановленного водно-болотного угодья, а также узнали об основных этапах восстановления водно-болот-



Рис. 4. Ландшафтный арборетум штата Миннесота, г. Часка.
Фото Е. А. Глазковой.

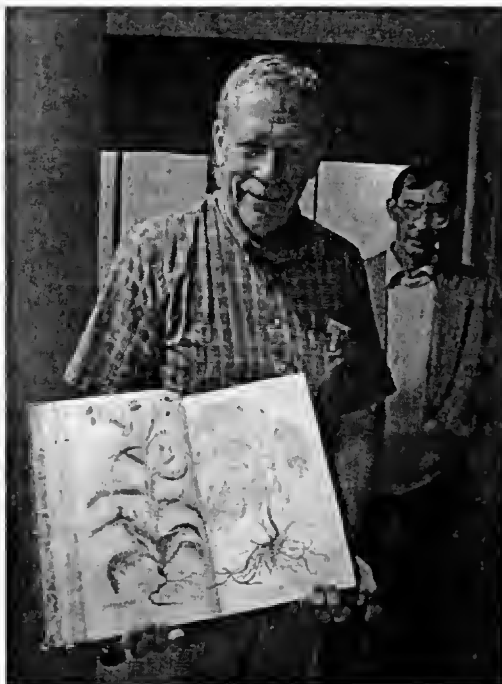


Рис. 5. Директор Ландшафтного арборетума Миннесоты Peter Olin знакомит российскую делегацию с библиотекой арборетума.

Фото Е. А. Глазковой.

ного угодья и научных экспериментах, которые проводятся здесь сотрудниками арборетума. Российской делегации посчастливилось также принять участие в Осеннем фестивале, проходившем в сентябре в Ландшафтном арборетуме штата Миннесота.

Благодарности

В заключение от имени всех участников Российско-американской ботанической конференции «New roots for the XXI century» я хочу выразить искреннюю признательность главным организаторам конференции T. Elias, S. Kohl и P. Ward, а также членам оргкомитета конференции — И. А. Смирнову, Н. С. Мергелову, K. Conrad, K. Tunison, J. Pifer, S. Potter за проделанную ими огромную работу по подготовке конференции и блестящую ее организацию.

Особую благодарность хочется выразить директору Национального арборетума США T. Elias за оказанный прием и экскурсию по арборетуму и директору Ландшафтного арборетума P. Olin за организацию трехдневного визита российской делегации в Миннесоту для ознакомления с Ландшафтным арборетумом.

Нельзя не отметить также блестящую работу профессиональных переводчиков Чимиты Гармаевой, C. Smith, А. В. Туткевича и Е. И. Русановской, осуществлявших как синхронный, так и последовательный переводы в ходе визита российских ботаников в США. Значительную помощь в переводах оказал также один из главных организаторов конференции S. Kohl.

SUMMARY

The U. S.-Russian Botanical Conference «New Roots for the XXI century», jointly sponsored by the U. S. National Arboretum and the U. S. Fish and Wildlife Service was held on September 20—23, 2005 at Wilson College, Chambersburg, Pennsylvania, USA. This conference brought together almost 80 botanists: 40 from the United States and 36 from Russia with the purpose of discussing new priorities for the cooperation between Russia and USA for the upcoming 5 years. The article contains comprehensive information on the conference programme and its main results, as well as a review of the Russian group's trip to the Landscape Arboretum of Minnesota and U. S. National Arboretum in Washington.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 580 : 006.3 (571.54)

© С. Х. Шхагапсоев, Л. М. Калашникова

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РБО В 2000—2005 ГГ.

S. H. SHHAGAPSOEV, L. M. KALASHNIKOVA.
ACTIVITY OF KABARDINO-BALKARIAN BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 2000—2005

Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова,
биологический факультет, кафедра ботаники
360004 Нальчик, ул. Чернышевского, 178
Тел.: (8-8662)42-00-37
Поступила 04.05.2005

Кабардино-Балкарское отделение Русского ботанического общества после обращения профессора С. Х. Шхагапсоева в Совет РБО и поддержки члена-корреспондента РАН Р. В. Камелина было воссоздано в 2003 г. в составе 11 человек на базе кафедры ботаники Кабардино-Балкарского государственного университета. Председателем единогласно избран С. Х. Шхагапсоев — доктор биологических наук, профессор, действительный член АМАН, заслуженный деятель науки КБР. В настоящее время в составе Кабардино-Балкарского отделения РБО числятся 26 членов из числа специалистов-ботаников и аспирантов.

Основное направление научных исследований ботаников Кабардино-Балкарского отделения РБО связано с изучением биологического разнообразия растительного покрова Центрального Кавказа с ее структурой, динамикой, вопросами рационального использования и охраны. За последние годы ботанические исследования получили целенаправленность по изучению различных групп растений, проводимых под руководством профессора С. Х. Шхагапсоева. В исследованиях принимают участие ученые не только КБГУ, но и кафедры ботаники Кабардино-Балкарской сельскохозяйственной академии, Федерально-государственного научного учреждения Северо-Кавказского научно-исследовательского института горного и предгорного садоводства, Чеченского и Ингушского государственных университетов, при научной консультации ряда ведущих специалистов РФ и за рубежом.

В течение 2000—2001 гг. было нроведено 5 заседаний, на которых заслушано и обсуждено 9 докладов.

Обстоятельный анализ ботанических исследований на рубеже XX—XXI вв. и задачи специалистов в области познания биоразнообразия сделан **С. Х. Шхагапсоевым**. В своем сообщении автор охарактеризовал особенности ботаничееких исследований в регионе Северного Кавказа. Им были проанализированы работы (около 100), вышедшие за последние 20 лет по данному региону, и поставлены конкретные задачи по дальнейшему изучению растительного покрова.

З. М. Гучасов представил материалы по изучению флоры Скалистого хр. и Юрской депрессии (Ск-Дп) Кабардино-Балкарии. В докладе впервые приведен конспект флоры Ск-Дп и дан ее всесторонний анализ. Впервые для флоры Кабардино-Балкарии приводится 2 вида, а для целого ряда редких и эндемичных видов установлены новые местонахождения.

Тщательному комплексному анализу флоры Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника был посвящен доклад директора ботанического сада КГБУ **Г. Х. Киржинова**. С момента создания заповедника (1976 г.) это была первая попытка инвентаризации сосудистых растений заповедника, насчитывающего 1035 видов, относящихся к 371 родам и 97 семействам. Анализ свидетельствует о сложной истории флоры заповедника, связанной е разнонаправленными влияниями различных флористических центров, где основное ядро составляют кавказские виды (44.6 %). Выявлены новые для региона и раритетные виды заповедника, нашедшие отражение в печати впоследствии (Шхагапсоев, Киржинов, 2004). Доклад вызвал интерес и много вопросов, активно обсуждался на заседании членами РБО. Было высказано пожелание об издании «Конспекта флоры Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника».

В сообщении **З. В. Коковой** «Тяжелые металлы в слоевищах лишайников» показана динамика содержания тяжелых металлов в слоевищах 5 видов лишайников в зависимости от местообитания.

Заслуги Ю. И. Коса в изучении растительного покрова Кабардино-Балкарии значительны, тем не менее его имя мало известно студентам, учителям, многим начинающим исследователям. Научному наследию этого ученого был посвящен доклад, сделанный профессором **С. Х. Шхагапсоевым**. Основу доклада составил анализ работ Коса в области флористики, систематики и интродукции растений, личных архивов ученого, воспоминания родных и близких Коса. Доклад заслушан с большим интересом, с пожеланием издания книги о научном наследии Коса.

Дж. С. Дзыбов (председатель регионального Совета ботанических садов Северного Кавказа) на июньском заседании представил оригинальный доклад «Метод ускоренного восстановления степной (луговой) растительности». Автор предлагает на основе использования банка семян зональных степей новый метод ускоренного восстановления эродированных и нарушенных земель. Доклад сопровождался примерами практического использования метода восстановления лугов. Д. С. Дзыбов считает, что необходим переход от пассивных форм охраны растительного мира к активным, основа которых — управление режимом ресурсопользования. По докладу возникло много вопросов. Было высказано пожелание о применении данного метода в условиях КБР для рекультивации нарушенных и эродированных земель в равнинной и предгорной зонах.

Л. М. Калашникова — п. о. зав. кафедрой ботаники — познакомила с состоянием научно-исследовательской работы кафедры ботаники КБГУ за 2000—2001 гг. и перспективах дальнейшей работы.

С докладом «Анализ естественной дендрофлоры Кабардино-Балкарии» выступила **Н. В. Старикова**. В результате исследований ею отмечено 214 видов естественной дендрофлоры, относящиеся к 38 семействам и 89 родам. В сложении дендрофлоры основная роль принадлежит видам кавказского (33.7 %), бореального (29.8 %), отчасти средиземноморских (17.7 %) флористических центров. Впервые предложено дендрофлористическое районирование. Доклад был заслушан с большим интересом и активным обсуждением.

Е. В. Крапивина представила доклад об особенностях экологии одной из групп грибов на тему: «Рядовковые грибы Кабардино-Балкарии».

Под эгидой КБГУ и КБО РБО проведена региональная научная конференция «Проблемы биологического разнообразия Северного Кавказа», Нальчик, март 2001 г. с выпуском сборника по ее материалам.

В 2002 г. проведено 5 заседаний, на которых заслушан ряд докладов.

М. К. Дакиева в докладе «Анализ флоры Республики Ингушетия (РИ)» представила диссертационную работу. В ней впервые проведена инвентаризация флоры сосудистых растений РИ, составлен полный конспект, включающий 1531 вид, относящийся к 562 родам и 113 семействам. Для данной территории обнаружено 6 новых видов. Проведен комплексный анализ флоры с разработкой дробного флористического районирования. Доклад был выслушан с большим вниманием и активным обсуждением.

З. М. Гучасов представил диссертационный материал на тему «Флора Скалистого хребта и Юрской депрессии Кабардино-Балкарии и ее анализ». В предложенной работе разработана схема дробного флористического районирования. Даны рекомендации по организации охраны растительного мира в сети предлагаемых флористических заказников.

З. М. Ханов посвятил свой доклад эколого-физиологической характеристике лишайников. Особое внимание уделил лишайникам, обитающим на охраняемых территориях.

В марте 2002 г. был заслушан отчет зав. гербарием **З. М. Гучасова** «Роль Гербария КБГУ в НИР». Историю, состояние и перспективы гербарного дела в Кабардино-Балкарии осветил **С. Х. Шхагапсоев**, Гербарий Кабардино-Балкарского госуниверситета — одно из крупных гербарных хранилищ в ЮФО РФ и других хранилищ республики. Была подчеркнута роль Гербария в подготовке кадров высшей квалификации и учебном процессе. Проанализировано количество поступивших образцов различных групп за последние годы в Гербарий (KBNG) КБГУ.

Г. Х. Киржинов представил материалы для защиты диссертации на соискание степени кандидата биологических наук по теме: «Флора Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника и ее анализ». Работа получила общее одобрение и рекомендована к защите.

За 2003 г. был заслушан и обсужден целый ряд докладов.

З. Х. Харзинов представил материал по изучению листостебельных мхов, произрастающих на территории Кабардино-Балкарии. До этих исследований в литературе было отмечено всего 74 вида мхов. Составленный автором конспект флоры включает 326 видов, относящихся к 14 порядкам, 40 семействам, 128 родам. Из них 250 видов впервые указываются для исследованной территории.

Отдельное заседание было посвящено памяти А. И. Галушко.

С. Х. Шхагапсоев познакомил слушателей с биографией А. И. Галушко, сделал подробный анализ его работ в связи с генезисом флоры Северного Кавказа.

В июне 2003 г. на заседании выступил с докладом «Современные проблемы микологии» доктор биологических наук, профессор **В. Н. Мухин** (Ин-т экологии животн. и раст. Уральск. отд. РАН) (ИЭЖ и УрОРАН, г. Екатеринбург), осветивший ряд проблем в области таксономии и экологии ксилотрофных грибов. На этом же заседании **Е. А. Крапивина** обратила внимание на особенности биологии и экологии афиллофоровых грибов, произрастающих на территории Кабардино-Балкарии.

Итогам XI Делегатского съезда Русского ботанического общества, проходившего 17—27 августа 2003 г. в Новосибирске—Барнауле, посвящено сообщение **С. Х. Шхагапсоева** и **Л. М. Калашниковой**, в котором они принимали участие с докладами. Отмечено, что по итогам съезда С. Х. Шхагапсоев включен в состав Совета РБО.

В 2004 г. была заслушана кандидатская диссертационная работа **З. Х. Харзинова** «Листостебельные мхи Кабардино-Балкарии». Доклад вызвал оживленную дискуссию, много вопросов. Работа получила хорошую оценку с пожеланием успешной защиты.

Х. И. Гузиев также доложил на совместном заседании кафедры ботаники КБГУ и РБО основные положения кандидатской диссертационной работы «Анализ флоры ущелья реки Баксан (Центральный Кавказ)». Доклад вызвал много вопросов, связанных с флорогенезом, анализом эндемизма, и оживленную дискуссию.

М. А. Кунашева представила доклад «Прибрежная и водно-болотная флора озера Тамбукан».

На январском 2005 г. заседании выступила **Л. Х. Тхазаплижева** с докладом «Экология и структура ценопопуляции *Galanthus lagodechianus* Kem.-Nath. и *G. angustifolius* Koss», где отметила консортивные связи, выявила морфолого-диагностические возрастные особенности и состояние ценопопуляции. Сообщение было принято положительно.

Отдельное заседание было посвящено обсуждению 2 диссертационных работ. Первый доклад **Е. В. Аксеновой** «Анализ флоры города Нальчика и его окрестностей» посвящен комплексному анализу флоры столицы КБР г. Нальчика, где ею в городской флоре выявлено 767 видов, относящихся к 374 родам и 95 семействам. Составлен конспект флоры с тщательным анализом. Отмечено, что впервые обнаружено 14 видов для республики и 2 — для Центрального Кавказа.

Второй доклад сделан **М. А. Хашагульговой** — «Эколого-физиологические особенности озимой пшеницы в условиях предгорной зоны Республики Ингушетия», где впервые в данных природно-климатических условиях изучен водный режим и параметры фотосинтетической деятельности пшеницы с целью отбора наиболее перспективных сортов. Выступившие положительно оценили данную работу и пожелали успешной защиты соискателям.

За период 2003—2005 гг. члены КБО РБО участвовали во II и III съездах экологов РФ (Шхагапсоев), в XI съезде РБО (Шхагапсоев, Калашникова), в I Микологическом съезде (Шхагапсоев, Крапивина), и многих международных, всероссийских и региональных конференциях. Членами КБО РБО опубликовано в местных и центральных изданиях более 120 научных работ — монографий, методических пособий, статей, тезисов, докладов, из которых приводим монографические издания.

Слонов Т. Л. Лихенофлора Кабардино-Балкарии и ее анализ. Нальчик, 2002. 136 с.

Шхагапсоев С. Х., Волкович В. Б. Растительный покров Кабардино-Балкарии и его охрана. Нальчик, 2002. 96 с.

Шхагапсоев С. Х., Старикова Н. В. Анализ естественной дендрофлоры Кабардино-Балкарии. Нальчик, 2002. 113 с.

Шхагапсоев С. Х. Анализ петрофитного флористического комплекса западной части Центрального Кавказа. Нальчик, 2003. 220 с.

Шхагапсоев С. Х., Крапивина Е. А. Макромицеты лесных экосистем Кабардино-Балкарии. Нальчик, 2004. 96 с.

Шхагапсоев С. Х., Киржинов Г. Х. Гербарий Кабардино-Балкарского госуниверситета (KBNG). Нальчик, 2004. 108 с.

Члены Кабардино-Балкарского отделения РБО проводят большую пропагандистскую работу по рациональному использованию и охране растительных ресурсов путем чтения лекций, проведения практических занятий по экологии, выполнении научных проектов со студентами, учениками и издании научно-популярных работ для массового чтения.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANTS NAMES

(Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 6)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

PLANTAE FOSSILIS

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Ботанический журнал» публикует результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной ботаники: теоретические и обзорные статьи, сообщения, систематические обзоры, описания новых таксонов и наиболее интересных флористических находок, новые методики, статьи, посвященные охране растительного мира. В журнале публикуются материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), информация о деятельности Русского ботанического общества (РБО), важнейших ботанических новостях, ботанических путешествиях, статьи по истории науки. При этом весьма желательно не ограничиваться простой констатацией событий, а давать их анализ и оценку. В разделе «Критика и библиография» обсуждаются отечественные и иностранные монографии и сборники, представляющие интерес для читателей журнала. Завершает журнал раздел «Письма в редакцию».

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. В «Ботаническом журнале» печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов.

Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов.

2. К статье должно быть приложено письмо автора (авторов) с просьбой о публикации, в котором необходимо указать:

1) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
2) членство в РБО, ученую степень и звание (если они имеются);
3) почтовый адрес (служебный и домашний), телефон, факс, e-mail;
4) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

На отдельной странице следует привести на английском языке общепринятую версию названия учреждения, где выполнена работа, транслитерацию фамилий авторов, перевод ключевых терминов, обозначений, сокращений и единиц измерения, используемых в работе.

По желанию автора к статье могут быть приложены 2 открытки с маркой и указанием адреса, фамилии, имени, отчества автора, а также названия статьи. Редакция отправит их по указанному адресу для извещения автора: 1) о получении материалов (с указанием даты регистрации и регистрационного номера) и 2) о принятии статьи в печать (с указанием даты).

3. К направляемой статье должен быть приложен заполненный автором Договор о передаче авторского права на публикацию работы в «Ботаническом журнале». Текст Договора размещен на сайте Санкт-Петербургской издательской фирмы «Наука» РАН: www.nauka.nw.ru. Присланные без Договора статьи не рассматриваются.

4. Оформление рукописи.

4.1. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статьям отечественных авторов, представленных на английском языке, должен прилагаться русский текст, соответствующий оригиналу. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами. При этом особое внимание следует обратить на ясность, точность и последовательность в изложении материала. Латинские описания новых таксонов должны быть краткими и ясными, весьма желательно предварительно проверить латынь у специалистов.

4.2. Статьи должны быть подписаны всеми авторами.

4.3. Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей — 30 стр., для оригинальных — 25, для сообщений, систематических обзоров, описания новых таксонов, флористических находок, по охране растительного мира — 15 стр., для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

4.4. Рукописи присылаются в двух экземплярах, напечатанных на одной стороне листа формата А 4 на компьютерном принтере через 1.5 интервала (12—14 пунктов шрифта типа Times New Roman) или через 2 интервала четким контрастным шрифтом на пишущей машинке. Размер полей — сверху, снизу, слева — 3 см, справа не менее 1 см. Страницы должны иметь сплошную нумерацию.

4.5. Общий порядок расположения частей статьи.

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора (авторов).
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора (авторов) и название статьи на английском языке.

5. Название учреждения, где выполиялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.

6. Аннотация (не более 15 строк).

7. Ключевые слова.

8. Текст статьи. (Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы).

9. Благодарности.

10. Список литературы (с новой страницы).

11. Таблицы (каждая на отдельном листе).

12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).

13. Рисунки.

14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

4.6. Если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, то следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; звездочкой помечается фамилия автора, на чье имя следует направлять оттиски и другую корреспонденцию. После названия статьи и учреждения редакция указывает дату поступления статьи (дату получения окончательного варианта статьи).

Начало статьи оформляется по образцу:

УДК 581.8

© Д. Р. Баташев, Ю. В. Гамалей

ОСОБЕННОСТИ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ ЛИСТА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *GENTIANACEAE*

D. R. BATASHEV, Yu. V. GAMALEI. SPECIFICITY OF LEAF TERMINAL PHLOEM IN *GENTIANACEAE* SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, факс (812) 234-45-12, e-mail
Поступила в редакцию 26.01.2000 (дата ставится редакцией)
Аннотация (не более 15 строк)

Ключевые слова: терминальная флоэма, клетки-спутники, эволюционные ряды, *Gentianaceae*.

Заглавие статьи должно быть кратким (8—10 значащих слов), информативным, включать ключевые слова и точно отражать содержание статьи. Названия видов приводятся на латинском языке, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования. Аннотация должна содержать только главную информацию статьи, не превышая объемом 100—150 значащих слов, лишена вводных фраз. Отдельной строкой приводится перечень ключевых слов.

Материал и методы должны содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Для флористических находок необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале — точным указанием географических координат). При описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры. Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки и фотографии в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (табл. I, табл. II) (римские цифры). Обсуждение завершается формулировкой основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во Введении.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при

первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов в столбцах ставить кавычки.

Требования к авторским изобразительным оригиналам

Фотография, рисунок.

— Изображения на фотографии должны быть четкими, но не очень контрастными.

— Зернистость фотографии не должна быть заметной.

— На фотографиях не должно быть механических повреждений (трещин, заломов).

— При изготовлении рисунков желательно пользоваться программой Times Roman Cyr.

— Фотографии должны быть представлены в 2 экземплярах размером не более 210 × 297 и не менее 50 × 60 мм.

Принтерная распечатка электронной версии и ксерокопия не может служить оригиналом, необходимо прикладывать оригинальные файлы, с которых была получена эта распечатка.

Цифровые изображения.

— Цифровые изображения, представляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5'', CD, MO (до 640 мб), ZIP (100 мб), Flash. Носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.

— Обязательно наличие распечатки предоставляемого файла.

Примечание. Во всех случаях, не предусмотренных в настоящем документе, вопрос о приеме иллюстративного материала решается на этапе предварительного просмотра.

Все формулы и условные обозначения должны быть четко напечатаны на принтере или вписаны черными чернилами или тушью. Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях (слева) карандашом. В десятичных дробях после целых чисел ставить точки (а не запятые). Знак умножения ставить точкой на среднюю линию.

Обозначения сносок делать цифрами, ставить их после знаков препинания. Нумерация сносок в тексте — сквозная.

Следует делать ясными различия между буквами, сходными по написанию, например n и h, e и l; необходимо также различать буквы I и J, цифры 1 и I. Буквы C, K, O, 3, P, S, U, V, W, X, Y, Z в сомнительных случаях должны быть выделены простым карандашом двумя горизонтальными линиями, прописные — снизу, строчные — сверху. Например, З — прописная буква, 3 — цифра три или $\underline{\underline{O}}$ — прописная буква, $\overline{\overline{о}}$ — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать. Римские цифры I, II, III и другие для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш следует подчеркивать сверху и внизу одной линией.

Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на принтере (машинке). Авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи. Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам со ссылкой на них. Названия таксонов (кроме авторов) печатаются курсивом и подчеркиваются волнистой линией карандашом.

Сокращения. Разрешаются лишь общепринятые сокращения — названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью, и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

Ссылки на литературу в тексте приводятся так: 1) фамилия автора дана в тексте — «как указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) фамилия автора не дана в тексте — «как указывалось прежде (Комаров, 1909)»; 3) необходимо указать страницы — «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных авторов аналогично — «как указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)». Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авто-

ров-однофамильцев). Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная..., 1999). При цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

Благодарности. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники фииансирования статьи.

Список литературы должен быть оформлен на отдельном листе (листах). Список составляется только по работам, цитированным в тексте. Все работы, упомянутые в тексте, должны быть включены в список. Список литературы составляется в алфавитном порядке — сначала на русском и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский), затем на иностранном. Все ссылки даются на языке оригинала. Назваиия на японском, китайском и других языках, использующих не латинский шрифт, пишутся в русской транскрипции перед работами с латииским шрифтом. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в сииске иностраиных работ. Если приводится несколько работ одиого автора, опубликованных в одном году, то в Списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: 2000 а, б, в — для отечественных работ, 2000 a, b, c — для иностраниых.

Следует строго соблюдать следуюший порядок библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., Murty G. S. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

Для сборников, тезисов:

Петрова Л. Р., Сафина Л. К. Сем. *Dioscoreaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 133—136.

Пылаев И. Г., Пяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растеиия СССР: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Для депонированных научных работ:

Ковтонюк Н. К., Иванов В. П. Изучение поверхности семян сибирских видов рода *Juncus* (*Juncaceae*). М., 1986. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 18.12.86, № 786-В86.

Для диссертаций:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка *Campanulaneae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

За правильиость и полноту предоставлеиных библиографических данных редакция ответственности не несет.

5. Таксономические публикации. При описании таксонов и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать Международному кодексу ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) (СПб., 1996) с учетом изменений и дополнений, содержащихся в «Сент-Луисском кодексе — 2000 г.» (см.: Егорова Т. В. О работе и решениях номенклатурной секции XVI Международного ботанического конгресса (Сент-Луис, июль—август 1999 г.) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 138—147). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты описаний новых таксонов. Для палеоботаиических работ диагноз может быть представлен на латинском или английском языке. При подготовке рукописей необходимо пользоваться рекомендованными в «Новостях систематики высших растений» (2000. Т. 32) справочными материалами: «Указателем международных сокращений

названий главнейших гербариев мира» («Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the world. 8th ed. New York, 1990»), «Алфавитным указателем главнейших сокращений, принятых для русских и латинских текстов» (Черепанов, 1966 : 346—350), «Перечнем сокращенных названий главнейшей ботанической литературы. I. Периодика» (Заиконникова, 1968 : 254—282), «Русско-латинским указателем основных физико-географических названий СССР, 1, 2» (Забинкова, Кирпичников, 1991 : 166—181; 1993 : 142—153), «Русско-латинским указателем названий основных административно-территориальных единиц, прежде входивших в состав СССР» (Забинкова, Кирпичников, 1993 : 153—159) и др.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться досылкой типа или изотипа этих таксонов.

Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Гербарные образцы должны высылаться по адресу:

197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, дом 2, Ботанический институт, для «Ботанического журнала», Т. В. Егоровой.

Сразу после регистрации о получении гербарный материал передается на рассмотрение специалистам и хранится затем в LE.

6. Электронная копия рукописи. К рукописи необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Электронная копия должна быть оформлена в полном соответствии с требованиями, предъявляемыми к оформлению рукописи, и идентична машинописной версии. Иллюстрационный материал (рисунки, фотографии и пр.) можно представить на дискетах или CD-дисках в виде отдельных файлов с обязательной их распечаткой или с приложенными оригиналами.

7. Редакционная подготовка. 6.1. При получении редакцией рукопись регистрируется и направляется на внешний отзыв рецензентам. При наличии замечаний она отсылается автору на доработку. Доработанный вариант статьи (в двух экземплярах) автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на замечания рецензента не позднее чем через 6 месяцев после получения рецензии. В случае невозвращения рукописи автором в редакцию по истечении этого срока или необходимости более двух доработок первоначальная дата ее регистрации аннулируется. Датой поступления считается день получения редакцией окончательного варианта статьи. Очередность публикации статей определяется регистрационной датой их поступления в редакцию. Рукописи, задержанные автором более года, снимаются с очереди и рассматриваются как вновь поступившие.

7.2. Работы, посвященные особо актуальным проблемам ботаники, а также содержащие принципиально новую информацию, могут по решению редколлегии быть опубликованы вне очереди.

7.3. Редакция «Ботанического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописи и возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

7.4. Редакция высылает автору для исправления опечаток корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена (желательно не позднее двух суток со дня ее получения).

Никакие изменения текста против оригинала не допускаются. Должны быть исправлены только опечатки.

7.5. После опубликования статьи авторам высылаются оттиски (5 экземпляров).

7.6. В случае отклонения статьи редакция высылает автору уведомление и возвращает один экземпляр рукописи.

7.7. Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте РБО: httpo://rbo.nm.ru, где имеются содержание вышедших и находящихся в печати номеров, правила для авторов, условия подписки и др. Адрес электронной почты издательства и редакции: main@nauka.nw.ru (с указанием — для «Ботанического журнала»).

Статьи следует направлять по адресу:

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2006. VOL. 91. N 6)

«Наука»

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2006. Т. 91. № 6)

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 6. 841—1000.